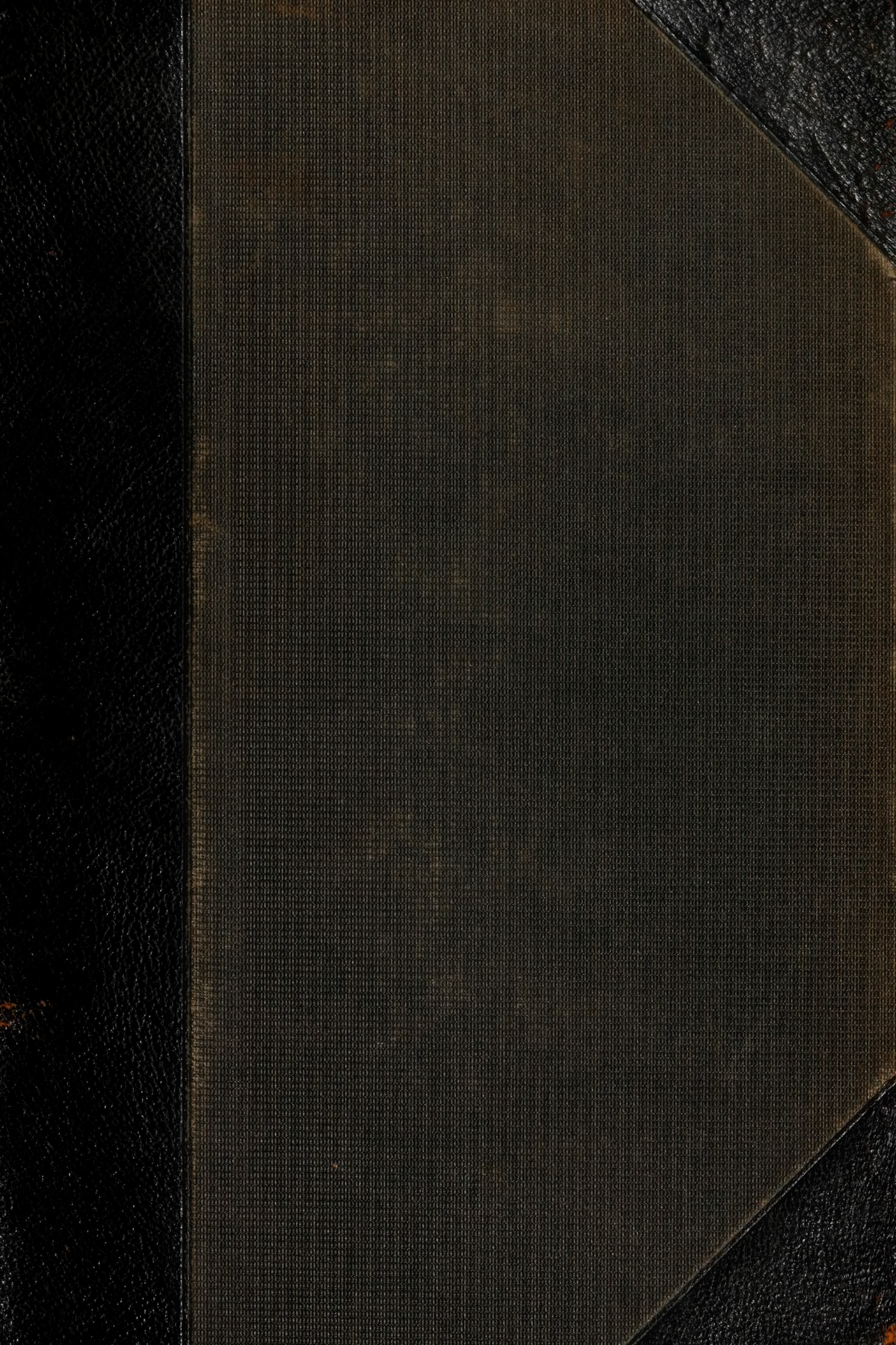
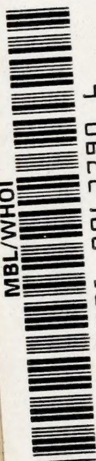



MBL/WHOI
0 0301 0063790 6

HANDBUCH
DER
VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

E. BABÁK (BRÜNN), S. BAGLIONI (ROM), W. BIEDERMANN (JENA), R. DU BOIS-REYMOND (BERLIN), F. BOTTAZZI (NEAPEL), E. V. BRÜCKE (INNSBRUCK), R. BURIAN (BELGRAD), R. EHRENBERG (GÖTTINGEN), L. FREDERICQ (LÜTTICH), R. F. FUCHS (BRESLAU), S. GARTEN (LEIPZIG), E. GODLEWSKI (KRAKAU), C. V. HESS (MÜNCHEN), J. LOEB (NEW-YORK), E. MANGOLD (FREIBURG), A. NOLL (JENA), O. POLIMANTI (PERUGIA), H. PRZIBRAM (WIEN), G. QUAGLIARIELLO (NEAPEL), J. STROHL (ZÜRICH), R. TIGERSTEDT (HELSINGFORS), O. WEISS (KÖNIGSBERG), H. WINTERSTEIN (ROSTOCK)

HERAUSGEGEBEN VON

HANS WINTERSTEIN
IN ROSTOCK

ERSTER BAND

PHYSIOLOGIE DER KÖRPERSÄFTE
PHYSIOLOGIE DER ATMUNG

Zweite Hälfte

MIT 250 ABBILDUNGEN IM TEXT





JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921

Inhalt des I. Bandes, 2. Hälfte.

Seite

Spezieller Teil.



Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung.

Von **Hans Winterstein,** Rostock.

Einleitung: Die respiratorischen Medien.

Die Erscheinungen des Gasaustausches zwischen den Organismen und ihrer Umgebung spielen sich in zwei verschiedenen Medien ab, in dem Wasser und in der Luft. Diese beiden Medien haben sich ihre eigenen Organe und ihre eigene Mechanik der Atmung geschaffen, und wenn auch die physikalisch-chemischen Erscheinungen des Gaswechsels in ihren Grundlagen bei den beiden Gruppen der Wasseratmer und Luftatmer gleichartig sind, so weisen doch die respiratorischen Medien eine Reihe eigenartiger und für Art und Umfang des Gasaustausches bedeutungsvoller Verhältnisse auf, deren Erörterung daher vorausgeschickt werden muß.

A. Das Wasser als respiratorisches Medium.

Mit Hilfe der Luftpumpe hat Robert Boyle (6) im Jahre 1670 als erster nachgewiesen, daß das Wasser seine Eignung zum respiratorischen Medium den in ihm gelösten Gasen verdankt.

Die Gase sind im Wasser entweder rein physikalisch gelöst, absorbiert, oder sie sind zum Teil chemisch gebunden. Die Absorption eines Gases hängt ab von der Natur des Lösungsmittels, von der Temperatur und vom Druck. Man bezeichnet als Absorptionskoeffizienten α das auf 0° und 760 mm Hg reduzierte Gasvolumen, welches von der Volumeinheit des Lösungsmittels aufgenommen wird, wenn der Druck des zu absorbierenden Gases 760 mm Hg beträgt. Der Absorptionskoeffizient ändert sich mit der Temperatur, indem er mit dem Ansteigen derselben in einem für die einzelnen Gase verschiedenen, nicht durch ein einfaches mathematisches Verhältnis darstellbaren Maße vermindert wird. Auch die Auflösung von Salzen in einem Lösungsmittel ruft eine (innerhalb gewisser Grenzen der Konzentration annähernd proportionale) Verminderung des Absorptionskoeffizienten hervor. Nach dem Henry-Daltonschen Gesetz ist die absorbierte Gasmenge dem Partiardruck des betreffenden Gases proportional.

Den Gasgehalt des Wassers pflegt man im allgemeinen in Kubikzentimetern pro Liter anzugeben. Ist α_t der Absorptionskoeffizient für ein Gas bei der Temperatur

t, und p der Druck des betreffenden Gases, so ist der Gasgehalt des für diesen Druck und diese Temperatur mit dem Gas gesättigten Wassers demnach

$$\frac{1000 \cdot \alpha_t \cdot p}{760}, \text{ wenn der Druck p in mm Hg, oder } 10 \cdot \alpha_t \cdot p,$$

wenn er in Prozent des Atmosphärendruckes angegeben ist. Der Vergleich dieses berechneten Wertes mit dem tatsächlich gefundenen Gasgehalt gibt darüber Aufschluß, ob das untersuchte Wasser unter den gegebenen Bedingungen mit dem Gase gesättigt, bzw. unter- oder übersättigt ist.

Die Verbreitung der gelösten Gase im ruhenden Wasser erfolgt durch Diffusion. Die Diffusionsgeschwindigkeit hängt ab von einem für das Lösungsmittel und das betreffende Gas konstanten Faktor, dem Diffusionskoeffizienten oder der Diffusionskonstante (d. i. derjenigen Gasmenge, welche in der Zeiteinheit durch die Querschnittseinheit hindurchgeht, wenn das Druckgefälle für die Längeneinheit gleich 1 ist). Nach den Untersuchungen von Exner (15) u. a. ist die Diffusionsgeschwindigkeit im Wasser direkt proportional dem Absorptionskoeffizienten und umgekehrt proportional der Quadratwurzel aus der Dichte oder dem Molekulargewicht (mithin für die Kohlensäure bei mittlerer Temperatur rund 25mal so groß als für den Sauerstoff). Sie ist ferner proportional der Größe des Druckgefälles und steigt mit zunehmender Temperatur. In Salzlösungen nimmt nach Ardelt (2) der Diffusionskoeffizient mit steigender Konzentration ab.

Unter dem Gasdruck oder der Gastension einer Flüssigkeit wird der Gasdruck verstanden, für welchen die Flüssigkeit bei der herrschenden Temperatur mit dem betreffenden Gas gesättigt ist[1]). Ist der Gasgehalt der Flüssigkeit v) und der Absorptionskoeffizient (α_t) des (rein physikalisch gelösten) Gases bekannt, so ergibt sich aus den obigen Werten der Gasdruck der Flüssigkeit

$$p = \frac{v \cdot 760}{1000 \cdot \alpha_t} \text{ mm Hg oder } \frac{v}{10 \cdot \alpha_t} \text{ Proz. Atm.}$$

Der Gasdruck ist, wie aus der Formel zu ersehen, dem Absorptionskoeffizienten umgekehrt proportional. Bei gleichem Gasgehalt wird der Gasdruck also um so größer sein, je kleiner der Absorptionskoeffizient ist; so wird z. B. bei gleichem Gehalt an O_2 und CO_2 reines Wasser, dessen Absorptionskoeffizient bei mittlerer Temperatur für das zweite Gas rund 30mal so groß ist als für das erste, einen 30mal höheren O_2- als CO_2-Druck aufweisen. Da der Gasaustauch zwischen dem Organismus und dem respiratorischen Medium durch Diffusionsprozesse bewirkt wird und der Umfang der letzteren nicht von dem Gasgehalt, sondern von dem Gasdruck abhängt, so ergibt sich die große biologische Bedeutung der letzteren Größe, deren Angabe mithin viel wesentlicher ist als die des Gasgehaltes, auf die man sich meist zu beschränken pflegt.

1. Der Sauerstoffhaushalt des Wassers.

Der Sauerstoff ist im Wasser einfach physikalisch absorbiert. In der folgenden Tabelle ist der Absorptionskoeffizient α des destillierten Wassers und der entsprechende Sauerstoffgehalt des mit (CO_2- und NH_3-freier) Luft gesättigten destillierten Wassers auf Grund der Bestimmungen von L. W. Winkler (ent-

---

1) Es ist also eine völlige Verkennung dieses elementarsten Grundbegriffes der Atmungslehre, wenn Pütter in seiner vergleichenden Physiologie (49, p. 312) angibt, daß der Partiardruck des Sauerstoffs in luftgesättigtem Wasser höher sei als in der Luft (!!), und ihn (anscheinend auf Grund des prozentischen Sauerstoffgehaltes der in Wasser aus Luft absorbierten Gase, also einer Größe, die mit dem Gasdruck nicht das geringste zu tun hat) zu 260 mm Hg berechnet, welchen Wert er auch an anderen Stellen seines Buches Berechnungen zugrunde legt (!).

nommen aus LANDOLT und BÖRNSTEIN, Tabellen, 3. Aufl., p. 599 und 605) zusammengestellt.

t° C	α	O_2-Gehalt luftgesättigten Wassers in ccm p. L.	O_2-Gehalt der im Wasser gelösten Luft in Proz.
0	0,04890	10,19	34,91
5	0,04286	8,91	34,69
10	0,03802	7,87	34,47
15	0,03415	7,04	34,25
20	0,03102	6,36	34,03
25	0,02831	5,78	33,82
30	0,02608	5,26	33,60

Die im letzten Stabe enthaltenen Zahlen geben den prozentischen O_2-Gehalt der im Wasser gelösten Luft. Da der Absorptionskoeffizient für den Sauerstoff beträchtlich größer ist als für den Stickstoff, so zeigt die im Wasser gelöste Luft einen höheren O_2-Gehalt als die atmosphärische; 100 Teile absorbierter Luft enthalten bei mittlerer Temperatur rund 34 Proz. O_2 und 66 Proz. N_2 [1]).

Der Sauerstoffgehalt luftgesättigten Seewassers ist für verschiedene Temperaturen zuerst von DITTMAR (12) und dann von TORNOE (58) bestimmt worden, jedoch ohne gleichzeitige Angabe des Salzgehaltes. In jüngster Zeit sind Bestimmungen von JACOBSEN (27) und besonders von FOX (18) ausgeführt worden. Die von dem letzteren erhaltenen Werte sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt, welche die Abhängigkeit des O_2-Gehaltes von der Temperatur und der Chlorkonzentration veranschaulicht:

Absorption von O_2 in ccm p. L. Seewasser aus trockener, CO_2-freier Atmosphäre (20,9 Proz. O_2) von 760 mm Hg-Druck

t° C	−2°	0°	5°	10°	15°	20°	25°	30°
0 Prom. Chlor	10,88	10,29	9,03	8,02	7,22	6,57	6,04	5,57
5 „ „	10,26	9,71	8,54	7,60	6,86	6,26	5,75	5,30
10 „ „	9,63	9,13	8,05	7,19	6,50	5,95	5,46	5,01
15 „ „	9,01	8,55	7,56	6,77	6,14	5,63	5,17	4,74
20 „ „	8,39	7,97	7,07	6,35	5,79	5,31	4,86	4,46

Die Diffusion des Sauerstoffs im Wasser erfolgt, wie schon PROVENÇAL und HUMBOLDT (47) hervorgehoben, und besonders die Untersuchungen von HOPPE-SEYLER (13, 23) und von HÜFNER (25, 26) dargetan haben, mit außerordentlicher Langsamkeit. Hat doch HÜFNER (26) berechnet, daß ein Sauerstoffteilchen 42 Jahre braucht, um durch Diffusion von der Oberfläche auf den Grund des 250 m tiefen Bodensee zu gelangen, und um den O_2-frei gedachten Bodensee mit Sauerstoff entsprechend dem Partiardruck desselben in der Luft zu sättigen, würden unter der Voraussetzung unendlicher Tiefe (d. h.

1) Vielfach wird es als ein für die Atmung der Wassertiere besonders günstiger Umstand hervorgehoben, daß in der vom Wasser absorbierten Luft das Verhältnis des Sauerstoffs zum Stickstoff diese Verschiebung zugunsten des ersteren erfährt. Eine solche Darlegung ist völlig irreführend, denn dieses Verhältnis hat, wie im allgemeinen Teil (s. d.) noch näher ausgeführt wird, mit der Atmung im Wasser nicht das geringste zu tun (vgl. hierzu auch die Anmerkung auf der vorangehenden Seite.

gleichbleibender Diffusionsgeschwindigkeit) über 100000 Jahre, und unter Berücksichtigung der tatsächlichen Tiefe von 250 m nach einer von dem Physiker WAITZ (zit. bei HÜFNER, 26) angestellten Berechnung sogar über 1000000 Jahre erforderlich sein. Da nun die zahlreichen im Süß- und Salzwasser lebenden Organismen eine immerwährende und beträchtliche O_2-Zehrung bedingen, so ist die Frage nach dem Umfange und der Art des Wiederersatzes dieses Verlustes von großer biologischer Bedeutung.

Die Vorstellung des großen in der Tiefe des Wassers herrschenden Druckes hat früher zu der Annahme verleitet, daß auch der Luftgehalt des Wassers in der Tiefe ein viel größerer sein müsse als an der Oberfläche. Diese Auffassung hat sich seltsamer Weise sogar bis in die neueste Zeit behauptet. So macht REGNARD (50, p. 238) die Langsamkeit der Gasdiffusion dafür verantwortlich, daß das Wasser in großen Tiefen trotz des ungeheuren auf ihm lastenden Druckes nicht mehr Gase gelöst enthalte als an der Oberfläche, und auch CZAPEK (11) schreibt: „Der Gasdruck, unter welchem der Sauerstoff submersen Pflanzen geboten wird, ist natürlich durch den Druck der darüberlastenden Wassersäule bestimmt.“ Es braucht wohl nicht erst ausführlich dargelegt zu werden, daß diese Vorstellung physikalisch vollständig unhaltbar ist. Die Größe des Wasserdrucks ist auf den Gehalt an gelösten Gasen vollkommen ohne Einfluß. Absorption und Diffusion können nur entsprechend dem Gefälle des Gasdruckes erfolgen, das von der Berührungsfläche mit der atmosphärischen Luft nach unten zu nur eine Abnahme, nicht aber eine Zunahme erfahren kann.

Die Untersuchung des Wassers aus größeren Tiefen ergab denn auch tatsächlich, daß niemals ein Aufbrausen von Gasen beim Heraufholen stattfindet, und die gasanalytischen Bestimmungen lehrten, daß nicht nur kein Ueberschuß, sondern meist sogar ein Defizit gegenüber dem der Theorie nach erforderlichen O_2-Gehalt besteht. Die Größe dieses Defizits ist, da sie von einer Reihe von Faktoren abhängt, sehr variabel, und daher, wie schon die Seewasseruntersuchungen der „Porkupine-Expedition“ (7) im Jahre 1869 lehrten, keineswegs der Tiefe proportional. So sah TORNOE (58) im Nordmeer den O_2-Gehalt von der Oberfläche bis gegen 300 Faden (549 m) abnehmen und sich dann ziemlich konstant erhalten. Aehnlich wurde auch bei der „Valdivia-Expedition“ (vgl. CHUN, 9) im antarktischen Meere ein Absinken des O_2-Gehaltes von 8,04 ccm an der Oberfläche auf 4,14 ccm in 300 m Tiefe beobachtet, während dann anscheinend eine ziemliche Konstanz eintrat, da der O_2-Gehalt auch in 1500 m Tiefe 4,33 ccm pro Liter betrug. Da das wesentlichste Moment von der Größe der O_2-Zehrung dargestellt wird, so zeigt das Grundwasser infolge der viel reichhaltigeren Bodenfauna einen geringeren O_2-Gehalt als Wasser von gleicher Tiefe, aber weitem Abstande vom Meeresboden. Wo reiche Verwesungsprozesse am Meeresboden sich abspielen, kann der O_2-Gehalt außerordentlich niedrige Werte annehmen. So fand DITTMAR (12) auf der „Challanger-Expedition“ einmal 2,04 ccm pro Liter statt der der Theorie nach erforderlichen 6,95 und einmal sogar bloß 0,6 ccm statt 8,21, also ein Defizit von 92,7 Proz. O_2-Defizite von mittlerer Größe sind vielfach bemerkt worden. WALTHER und SCHIRLITZ (60) fanden im Golf von Neapel an drei Stellen über mit Fango bedecktem Grund ein offenbar durch die Verwesungsprozesse bedingtes Defizit von 1,57—2,34 ccm pro Liter, HOPPE-

SEYLER (24) im gleichen Meeresteile ein solches von 0,523 in 25 m Tiefe und ein solches von 0,850 ccm in 590 m Tiefe. Auch NATTERER (41) beobachtete in größeren Tiefen, besonders nahe dem Grund ein O_2-Defizit gegenüber dem berechneten Wert, das meist gegen oder über 1 ccm pro Liter betrug, einmal in 3700 m Tiefe ein Defizit von 3,35 ccm. Ein völliges Fehlen des Sauerstoffs aber wurde im Meerwasser niemals beobachtet.

Die durch die Lebenstätigkeit der Organismen bedingten Aenderungen des O_2-Gehaltes sind oft ganz lokalisiert im Meere nachweisbar. So fand z. B. PETTERSSON (45) im Winter 1895/96 im Gullmarfjord, wo sich Heringsschwärme aufgehalten hatten, einen O_2-Gehalt von 5,6—3,9 ccm im Liter und einen CO_2-Gehalt von 45,5—49,5 ccm, während außerhalb des Fjords in gleicher Tiefe und bei der gleichen Temperatur von etwa 5—6° C der O_2-Gehalt 7,1 und der CO_2-Gehalt 47,4 ccm betrug.

Das Wasser der größeren Landseen weist analoge Verhältnisse auf; auch hier ist mit zunehmender Tiefe ein O_2-Defizit feststellbar. Die von WALTHER (zit. nach FOREL, 16) in verschiedenen Tiefen von Schweizer Seen angestellten Untersuchungen ergaben allerdings nur geringe Schwankungen des O-Gehaltes (6,78—7,08) in Tiefen von 0—300 m; wenn man aber den gleichzeitigen N-Gehalt berücksichtigt, so ergibt sich, wie HOPPE-SEYLER (24) nachrechnete, doch ein beträchtliches O_2-Defizit. HOPPE-SEYLER selbst fand, daß im Bodensee das Verhältnis $\frac{O}{N}$ in der im Wasser gelösten Luft, welches theoretisch $\frac{34}{66}$ betragen sollte (vgl. p. 3), bereits in 5 m Tiefe auf $\frac{32}{68}$ und in der größten untersuchten Tiefe von 245 m Tiefe auf $\frac{29}{71}$ gefallen war, entsprechend einem O_2-Defizit von 1,63 ccm pro Liter[1]). Darnach scheinen die Verhältnisse hier noch ungünstiger zu liegen als im Meere, wo nach den Angaben von JACOBSEN (28), DITTMAR (12) und NATTERER (41) in den oberen Schichten (bis etwa 50 m) eine hinlängliche Uebereinstimmung des O_2-Gehaltes mit dem der Theorie nach erforderlichen zu beobachten ist.

HÜFNER (26) berechnet auf Grund der obigen Daten die Größe des gesamten O_2-Defizits im Bodensee zu etwa 13 Proz. der ganzen O_2-Menge und schloß daraus, daß unter Berücksichtigung der durch die Flüsse zugeführten O_2-Menge die Größe der durch die Organismen bewirkten O_2-Zehrung mehr als 2000000 Liter im Tage betrage, also groß genug wäre, um die Atmung von mehr als 5000 Menschen einen Tag zu erhalten. Diese Zahlen, die wohl noch zu niedrig gegriffen sind, weil die später zu erörternde O_2-Produktion hierbei nicht berücksichtigt wurde, geben wohl eine schwache Vorstellung von der ungeheuren O_2-Zehrung, die in den unendlichen Wassermengen des Ozeans vor sich geht und läßt die Frage nach der Art des Wiederersatzes von besonderem Interesse erscheinen.

---

1) Die früher sehr verbreitete Angabe der O_2-Sättigung durch den prozentischen O_2-Gehalt der im Wasser gelösten Luft ist, wenn auch im obigen Falle wohl berechtigt, doch keineswegs allgemein zulässig; denn verschiedene Momente (thermische Strömungen, bakterielle Prozesse u. dgl.) können unter Umständen auch eine Ueber- oder Untersättigung des Wassers mit N bewirken, dessen Gehalt daher nicht als Maßstab für den der Theorie nach erforderlichen O_2-Gehalt genommen werden kann. Eine genaue Bestimmung der O_2-Sättigung ist nur möglich, wenn die Temperatur und der Salzgehalt der untersuchten Wasserprobe bekannt ist.

Bezüglich der Flüsse wäre zu sagen, daß das klare rasch fließende Wasser des Oberlaufs im allgemeinen mit O_2 gesättigt sein dürfte, daß sich aber im Unterlauf wohl vielfach ein O_2-Defizit einstellt, daß beim Laufe durch größere Städte infolge der Verunreinigung mit organischen Substanzen ganz ungeheuere Werte erreichen kann. So fand Smith (zit. nach Jolyet und Regnard, 29, p. 591) den O_2-Gehalt in der Themse vor London zu 7,4, bei Woolwich zu 0,25 (!) ccm pro Liter, und in analoger Weise ergaben die Untersuchungen des Wassers der Seine bei der Brücke von Asnières oberhalb der Einmündung der Pariser Sammelkanäle einen O_2-Gehalt von 5,34, bei Saint-Denis unterhalb der Einmündung derselben einen solchen von 1,02 und bei Poissy wieder einer solchen von 6,12 ccm pro Liter (Boudet und Gérardin, zit. nach Spitta, 56). Gelegentliche stärkere Verunreinigungen sollen den O_2-Gehalt von Flüssen sogar bis auf Null herabsetzen können (Thörner, 57). Die Wirkung dieser Verunreinigungen beruht nach Spitta nur in geringem Maße auf rein chemischen mit O_2-Bindung einhergehenden Prozessen, der Hauptsache nach auf der Begünstigung des Lebens der Bakterien, welche die wesentlichste Ursache der O_2-Zehrung darstellen.

Wenn nun auch in den Süß- und Salzwässern vielfach ein mehr oder minder beträchtliches O_2-Defizit besteht, so kann es doch nach dem Gesagten nicht zweifelhaft sein, daß die bloße Diffusion auch zur Erreichung des tatsächlich vorhandenen O_2-Gehaltes nicht genügt. In der Tat wird der Diffusionsvorgang durch eine Reihe von Momenten in mehr oder minder hohem Maße unterstützt, so durch das Einmünden der Flüsse, welche Wasser von höherem O_2-Gehalt zuführen, durch die auf Temperaturänderungen, Verdunstung und sonstigen Einflüssen beruhenden Strömungen sowie die zu Boden sinkenden Trübungen aller Art, welche zu einer Durchmischung des Wassers führen, und beim Meere vor allem durch den Wellenschlag, der offenbar eine vorzügliche Einrichtung zur Durchlüftung des Oberflächenwassers darstellt. Auf ihm beruht jedenfalls die oben erwähnte bessere O_2-Versorgung der oberen Schichten des Meeres gegenüber den Binnenseen; schon Hayes (22) hat den Einfluß des Sturmes auf den Gasgehalt des Meeres beobachtet und auch in den Resultaten der „Porkupine-Expedition“ (7) ist seine wichtige Rolle betont.

Die große Bedeutung, die im Meere dem Vorhandensein einer freien Kommunikation des Wassers und der Möglichkeit einer Durchmischung unter dem Einfluß von Strömungen zukommt, erhellt in sehr auffallender Weise aus dem raschen Absinken des O_2-Gehaltes in solchen Meeresbecken, in welchem zeitweise ein Stagnieren des Wassers eintritt.

Besonders Pettersson (44) hat im Gullmarfjord interessante Verhältnisse dieser Art aufgedeckt. So ergab die Untersuchung des Wassers in verschiedener Tiefe im Februar 1890 ein Absinken des O_2-Gehaltes von 6,86 ccm in 30 m Tiefe auf 1,58 ccm am Grunde in 140 m Tiefe und ein entsprechend beträchtliches Ansteigen des CO_2-Gehaltes; die Untersuchung des Wassers im August desselben Jahres ergab einen viel höheren O_2-Gehalt in der gleichen Tiefe nebst einer Steigerung des Salzgehaltes, ein Beweis, daß inzwischen eine Erneuerung des Wassers stattgefunden hatte. In dem Tiefenbecken von Gotland fand Pettersson die oberen Schichten sehr gut, die tiefen dagegen sehr schlecht ventiliert: bis zu 60 m Tiefe zeigte das niedrig temperierte Wasser einen O_2-Gehalt von über 9 ccm pro Liter und einen

CO_2-Gehalt von etwa 32 ccm, während in 200 m Tiefe der O_2-Gehalt nunmehr 1,21, der CO_2-Gehalt über 41 ccm betrug. In dem stagnierenden Wasser des Molfjords sah LEBEDINTZEFF (36) den O_2-Gehalt von 7,9 ccm an der Oberfläche bis auf 0,2 (!) ccm in 200 m Tiefe absinken. Periodische Erneuerungen zeitweise stagnierender Meeresmulden mit entsprechenden Schwankungen des Salz- und besonders des O_2-Gehaltes hat neuerdings auch RUPPIN (53) im Bornholmtief und in der Danziger Bucht beschrieben, in welcher letzteren z. B. das Wasser gleicher Tiefe innerhalb weniger Monate Schwankungen des O_2-Gehaltes zwischen 1,04 und 5,48 ccm pro Liter aufwies.

Durch Wasserströmungen können auch zur gleichen Zeit innerhalb geringer Niveaudifferenzen überraschende Aenderungen des Gasgehaltes bedingt werden; so fand PETTERSSON (44) im Skagerak in einer Tiefe von 5 m 5,96 und in einer Tiefe von 10 m 7,57 ccm O_2 pro Liter! Infolge des geringeren Salzgehaltes, der besseren Durchlüftung und der niedrigeren Temperatur während des Winters ist nach PETTERSSON der O_2-Gehalt der Ostsee im Mittel etwa 30 Proz. höher als der der Nordsee.

Außer den groben Strömungen scheinen aber auch noch besondere physikalische Kräfte von unaufgeklärter Natur beim Eindringen der Gase in die Tiefe eine Rolle zu spielen. Schon DUNCAN und HOPPE-SEYLER (13) nahmen an, daß die mit Luft gesättigten Wasserteilchen, der Schwere folgend, von der Oberfläche in die Tiefe sinken, eine Angabe, die auch von ARDELT (2) bestätigt wird, aber in Widerspruch steht zu physikalischen Untersuchungen, nach welchen das Wasser bei der Absorption von Luft spezifisch leichter wird (vgl. WINKELMANN, 61). Immerhin scheinen wenigstens beim Seewasser irgendwelche mit der Schwere zusammenhängende Vorgänge unbekannter Natur an dem Diffusionsprozeß beteiligt zu sein. ADENEY (1) verglich die Diffusionsgeschwindigkeit, mit welcher staubfreie Luft in vorher N-frei gemachtes destilliertes Wasser einerseits und Seewasser von vermutlich 30 Prom. Salzgehalt andererseits von oben her eindiffundiert. Es zeigte sich, daß die Diffusion im Seewasser erheblich rascher vor sich ging als im destillierten Wasser, wie die folgende Tabelle zeigt, welche den N-Gehalt in Kubikzentimeter pro Liter in verschiedener Tiefe der Gefäße nach gleich langer Dauer der Diffusion angibt:

Tiefe in cm	0—20	30—50	80—100	160—180
N-Gehalt des destill. Wassers	11,50	11,10	8,43	5,84
N-Gehalt des Seewassers	9,24	8,96	8,91	7,89

Nach 75 Tagen war das Seewasser am Boden der Röhre mit N gesättigt, das destillierte Wasser hingegen nur zu $^7/_{10}$. Dieser Vorgang wirkte nicht entgegen der Schwere.

Außer all diesen rein physikalischen Momenten aber kommt auch noch biologischen Faktoren bei dem Kreislauf der Gase im Wasser eine sehr große Bedeutung zu, und zwar besonders dort, wo die physikalischen Kräfte für die Erzielung einer ausreichenden O_2-Versorgung unzureichend erscheinen, nämlich in stehenden Süßwässern. Diese biologischen Faktoren werden dargestellt von der assimilatorischen Tätigkeit der chlorophyllhaltigen Organismen, welche die Ungunst der physikalischen Verhältnisse mitunter so sehr zu überkompensieren vermag, daß der O_2-Gehalt solcher

Wässer den durch Luftsättigung überhaupt erreichbaren zeitweise weit übertreffen kann.

Die Entdeckung dieser Tatsache, ihre Aufklärung durch eingehende Beobachtungen und Experimente ist ein Verdienst von Morren (40). Dieser beobachtete im Jahre 1835, daß das Wasser einiger Teiche in der Nähe der Stadt Angers nicht den der Theorie nach erforderlichen O_2-Gehalt von etwa 34 Proz. (Morren gibt den zu niedrigen Wert von 32 Proz. an) der aus dem Wasser gewonnenen Gase aufwies, sondern einen solchen von 56—58 Proz. Das Wasser zeigte ein grünliches Aussehen. Die nächste Untersuchung ergab am Morgen 25 Proz., mittags 48 Proz. und um 5 Uhr abends 61 Proz. Der hohe O_2-Gehalt hing also ab von der Stärke und der Dauer der Belichtung. Tatsächlich war der O_2-Gehalt an trüben Tagen stark herabgesetzt. Andererseits zeigte er aber auch im hellen Sonnenlicht keine beträchtliche Steigerung, wenn das Wasser sein grünliches Aussehen verloren hatte. Daraus ergab sich die Schlußfolgerung, daß die im Wasser enthaltenen grünen Organismen es waren, welche den Sauerstoff unter dem Einfluß des Lichtes produzierten. Da der CO_2-Gehalt die entgegengesetzten Schwankungen aufwies wie der O_2-Gehalt, so erfolgte die Produktion des letzteren offenbar auf Kosten der Kohlensäure. Im Jahre 1843 führte Morren seine Untersuchungen mit Seewasser weiter (bei Saint-Servan). Der Einfluß der Belichtung war auch hier nachweisbar, wenn auch minder auffällig. Doch sah er den O_2-Gehalt des von der Flut in den Felsenhöhlungen zurückgelassenen Wassers, in welchem sich reichlich Algen entwickelt hatten, unter dem Einfluß des Lichtes bis auf 14 ccm im Liter ansteigen. Morrens Beobachtungen sind einige Jahre später von Levy (38) in der gleichen Gegend bestätigt worden, dann aber merkwürdigerweise gänzlich in Vergessenheit geraten, so daß der Einfluß der pflanzlichen Assimilationsprozesse auf den Gashaushalt der Gewässer in neuerer Zeit von einer Reihe von Forschern neu entdeckt wurde.

Dittmar (12) führte die gelegentlich beobachtete O_2-Uebersättigung des Seewassers auf Fehler der Analyse zurück, Tornoe (58) beobachtete im Nordmeer an der Oberfläche eine leichte O_2-Uebersättigung als Durchschnittswert (!), ohne jedoch eine Erklärung dieser Erscheinung zu geben. Erst Natterer (41) führte den gelegentlich von ihm gefundenen O_2-Ueberschuß (der übrigens im Maximum nur 0,37 ccm pro Liter betrug) auf eine O_2-Produktion durch assimilierende Organismen zurück. Die gleiche Deutung gab Pettersson (46) einer in der Ostsee beobachteten O_2-Uebersättigung des Wassers. Erst Knudsen (32) jedoch stellte auf der Nordmeerexpedition des „Ingolf" wieder direkte Beobachtungen und Experimente hierüber an. Er fand in Wasser, das sehr reich an Copepoden war, einen O_2-Gehalt von 6,10 und CO_2-Gehalt von 42,60 ccm, in einem an Diatomeen sehr reichen Seewasser hingegen einen O_2-Gehalt von 7,66 und einen CO_2-Gehalt von 41,11 ccm. Da er analoge Aenderungen des Gasgehaltes auch in mit Copepoden bzw. Diatomeen besetzten Wasserproben beobachten konnte, so kam er zu dem Schluß, daß der Gasgehalt des Meeres wesentlich von der Natur des Planktons beeinflußt wird, indem tierisches Plankton den O_2-Gehalt herabsetzt, pflanzliches hingegen ihn steigert.

Ohne Kenntnis der älteren Arbeiten haben in neuerer Zeit Zuntz und Knauthe (65, 30, 31; vgl. auch Cronheim, 10) die Untersuchung

der Frage nach dem Kreislauf der Gase im Wasser wieder aufgenommen und Beobachtungen über den Einfluß der assimilatorischen Tätigkeit auf den Gasgehalt des Süßwassers angestellt. Die Resultate ihrer Untersuchungen haben jene von MORREN vollauf bestätigt und in mancher Hinsicht erweitert. Sie sahen den O_2-Gehalt eines Dorfteiches, der in der Nacht an der Oberfläche bis auf 2 ccm pro Liter absank, unter dem Einfluß des Sonnenlichtes sich bis auf 22 ccm erheben und den Gehalt an CO_2 so abnehmen, daß das zuerst gegen Phenolphtalein sauer reagierende Wasser alkalische Reaktion annahm. Durch künstliche Anreicherung von Wasserproben mit CO_2 konnte der O_2-Gehalt im Sonnenlichte noch weiter gesteigert werden, bis auf 27,5 ccm bei 16,2° C. Selbst das Mondlicht hatte einen deutlichen Einfluß auf den O_2-Gehalt, der $1^1/_2$ Stunden nach Aufgang des Mondes von 2,7 auf 4,6 ccm anstieg. Noch viel höhere O_2-Werte als im Sommer sind im Winter nach Aufhacken des Eises zu beobachten; es erscheint also die Atmungstätigkeit in viel höherem Maße herabgesetzt als die CO_2-Assimilation. Hier wurde ein O_2-Gehalt bis zu 46 ccm beobachtet, ein Wert, der nahezu der Sättigung mit reinem Sauerstoff entsprechen würde. Auch unter dem blanken Eis wurden O_2-Werte von 40 ccm und darüber beobachtet. Selbst in größeren Landseen konnte SCHIMANSKI (zit. nach ZUNTZ, 65) im Sonnenlicht einen O_2-Gehalt von 17—18 ccm pro Liter und das Auftreten alkalischer Reaktion feststellen.

Auch SPITTA (56) hat neuerdings den günstigen Einfluß des Lichtes auf den O_2-Gehalt des Wassers hervorgehoben, der nach ihm nicht bloß auf der Förderung der assimilatorischen O_2-Produktion, sondern auch auf einer günstigen Beeinflussung des Lebens der Algen und einer Schädigung des Lebens der die O_2-Zehrung hauptsächlich bedingenden Bakterien beruht.

Durch assimilatorische Tätigkeit grüner Pflanzen bedingte beträchtliche O_2-Uebersättigung von Küstenwasser hat in neuerer Zeit auch LEGENDRE (37) beobachtet.

Die Gesamtheit den im vorangehenden angeführten Beobachtungen läßt das Problem des Kreislaufes der Gase im Süßwasser und in den oberflächlichen Schichten des Meeres hinreichend geklärt erscheinen. Nicht das gleiche aber läßt sich von den Tiefen des Ozeans sagen, die trotz einer zweifellos bedeutenden O_2-Zehrung doch einen ansehnlichen O_2-Gehalt zeigen, der weder durch die unendlich langsam wirkende Diffusion, noch durch das Spiel von Wind und Wellen, noch durch die assimilatorische Tätigkeit chlorophyllführender Organismen erklärt werden kann. Denn die Lichtstrahlen büßen schon in relativ geringer Tiefe ihre Wirksamkeit ein. REGNARD (50, p. 231) sah Pflanzensamen, die 30 m tief ins Wasser eingetaucht waren, nurmehr wenig Chlorophyll bilden. In mit Ulven besetzten Gefäßen konnte er schon in einer Tiefe von 8—10 m innerhalb zweier Stunden keine O_2-Produktion mehr nachweisen. Nach MARSHALL (39) sind in den nordischen Meeren chlorophyllhaltige Pflanzen aus größerer Tiefe als etwa 90 m unbekannt und zwischen 90 und 40 m sehr selten. Im antarktischen Meere fand allerdings CHUN (8) gerade innerhalb der letztgenannten Tiefenzone die größte Masse der Diatomeen, und BERTHOLD (4) konnte in dem klaren Wasser des Golfes von Neapel noch in 120—130 m Tiefe eine reiche Algenflora beobachten. Aber

in Tiefen von mehreren hundert Metern ist eine durch Chlorophyll bedingte O_2-Produktion sicher überall vollkommen ausgeschlossen.

Es würde natürlich eine bedeutende Klärung des Problemes herbeiführen, wenn es gelänge, im Meere biologische Prozesse anderer Art nachzuweisen, die unabhängig von dem Einfluß des Lichtes eine Produktion von Sauerstoff und einen Verbrauch von Kohlensäure zu bewirken vermöchten, wie dies in neuerer Zeit für gewisse Bakterienarten tatsächlich festgestellt wurde. Prozessen solcher Art glaubte Pütter (48) auf die Spur gekommen zu sein. Er erschloß ihr Vorhandensein indirekt aus dem Vergleich der O_2-Zehrung in filtriertem und unfiltriertem Seewasser und glaubte sie überdies direkt durch die Beobachtung eines gelegentlichen Ansteigens des O_2-Gehaltes in dunkel aufbewahrten Proben von Seewasser aus dem Golf von Neapel erweisen zu können. Allein die Nachprüfung dieser Angaben durch Winterstein (62) ergab, daß die Resultate durch methodische Fehler vorgetäucht waren, bei deren Vermeidung in dunkel gehaltenem Seewasser keinerlei O_2-Produktion nachweisbar war. Das Vorhandensein von Meeresstömungen, deren große Bedeutung ja oben dargelegt wurde, bleibt demnach bisher die einzige Erklärung für die Durchlüftung der Tiefen des Meeres.

Zum Schlusse sei erwähnt, daß rein physikalische Faktoren unter Umständen auch eine O_2-Zehrung im Wasser sollen herbeiführen können. Ausgehend von der Beobachtung, daß mitunter während eines Gewitters Fische unter Anzeichen von Erstickung sterben, haben Berg und Knauthe (3) Untersuchungen über den Einfluß elektrischer Erscheinungen auf die O_2-Zehrung im Wasser angestellt. Sie fanden, daß „künstliche Gewitter“, die mit Hilfe einer Influenzmaschine über verschiedenen Wasserproben erzeugt wurden, in der Tat eine bedeutende O_2-Zehrung veranlassen, die am stärksten an der Oberfläche war, sich aber auch unabhängig von einer solchen Oberflächenwirkung feststellen ließ. In ruhig stehendem Wasser konnte der Sauerstoff während 1—2-stündiger elektrischer Einwirkung auf ein geringes Maß heruntergedrückt werden (z. B. 2 ccm pro Liter und weniger, gegenüber 6 ccm in den dem Einfluß der Elektrizität entzogenen Kontrollproben), und selbst bei kontinuierlicher Durchleitung von Luft trat unter diesen Bedingungen nur eine sehr unvollkommene Sättigung des Wassers mit Sauerstoff ein. Diese nicht auf verunreinigtes Wasser beschränkte, sondern auch an gewöhnlichem Leitungswasser, ja sogar an destilliertem Wasser feststellbare Wirkung der Elektrizität dürfte nach Ansicht der Autoren in dem Auftreten elektrolytischer Prozesse und der Entstehung von Sauerstoff-Stickstoff-Verbindungen, durch welche leicht oxydable Substanzen gebildet würden, ihre Ursache haben und vielleicht unterstützt werden durch eine Aenderung der Lebensbedingungen der Mikroorganismen im Sinn einer Erhöhung der durch sie erzeugten O_2-Zehrung.

2. Der Kohlensäurehaushalt des Wassers.

Die Verhältnisse der Kohlensäureabsorption im Wasser sind erheblich komplizierter als die der Sauerstoffabsorption; denn die Kohlensäure ist in den natürlichen Wässern nicht einfach physikalisch gelöst, sondern zum größten Teil chemisch gebunden.

Der Absorptionskoeffizient des Wassers für CO_2 ist bekanntlich sehr viel größer als für die übrigen Bestandteile der Luft. Er beträgt bei mittlerer Temperatur über 1, so daß bei einem CO_2-Gehalte der Luft von 0,03 Proz. von reinem Wasser etwas über 0,3 ccm pro Liter

gelöst werden. Der tatsächliche Gesamtgehalt an CO_2 aber ist bei den natürlichen Wässern im allgemeinen ein um das Vielfache höherer; er wird ermöglicht durch die Bindung der CO_2 in Form von neutralem und saurem Karbonat. Ueber die aus der gleichzeitigen Anwesenheit von freier, halbgebundener und festgebundener CO_2 resultierenden verwickelten Verhältnisse haben erst die unter Zuhilfenahme exakter CO_2-Bestimmungsmethoden an Seewasser ausgeführten Untersuchungen der neueren Zeit einigermaßen Klarheit geschaffen. Alle älteren Untersuchungen, bei welchen die Bestimmung der im Wasser enthaltenen CO_2 ohne Kenntnis und daher auch ohne Berücksichtigung der besonderen hier vorliegenden Verhältnisse vorgenommen wurde, sind vollkommen wertlos.

Die ersten exakten Untersuchungen über die CO_2-Bindung im Seewasser stammen von Tornoe (59) und von Dittmar (12). Tornoe bestimmte die Gesamtkohlensäure, indem er sie aus dem kochenden Seewasser durch einen Ueberschuß titrierter Säure verdrängte, und berechnete durch Zurücktitrieren der Säure die Menge CO_2, die erforderlich war, um die in 1 Liter Seewasser enthaltenen überschüssigen Basen in neutrales Karbonat überzuführen, ein Größe, die seitdem allgemein als Maß der Alkalinität des Wassers[1]) verwendet wird. Als Mittelwerte seiner in ihrer Gesamtheit nur sehr geringe Differenzen aufweisenden Bestimmungen ergab sich für die Gesamt-CO_2: 96,42 mg (= 49,07 ccm) pro Liter und für die in Form von neutralem Karbonat gebundene CO_2 (Alkalinität): 52,78 mg (= 26,86 ccm) pro Liter.

Während man bis dahin einen großen Gehalt des Meeres an freier CO_2 angenommen hatte, ergab sich also aus den Untersuchungen von Tornoe, daß die

1) Der Begriff der Alkalinität des Wassers ist hydrographisch von großer Wichtigkeit; der Ausdruck aber erscheint nicht glücklich gewählt, da er zu Verwechselungen Anlaß geben kann. Es sei daher ausdrücklich hervorgehoben, daß die Alkalinität des Wassers wohl zu unterscheiden ist von seiner Reaktion, die durch die im Wasser tatsächlich vorhandene Konzentration der OH'- bzw. $H^{\cdot}$-Ionen gegeben ist. Die Alkalinität bezeichnet den Ueberschuß der Basen über die Säuren in dem CO_2-frei gedachten Wasser. Durch die Anwesenheit der CO_2 aber wird bewirkt, daß die Reaktion des Wassers (die natürlich je nach dem Gehalte an CO_2 Aenderungen zeigen wird) annähernd neutral ist.

Nach Fox (19) würde die $H^{\cdot}$-Konzentration im Seewasser sogar etwas größer sein als in reinem Wasser. [Die sogenannten alkalischen Wässer reagieren wegen ihres beträchtlichen Gehaltes an freier CO_2 direkt sauer (Friedenthal, 20).] Ringer (51, zit. nach Ruppin, 54) berechnete hingegen auf Grund von Leitfähigkeitsbestimmungen die OH'-Konzentration des Seewassers zu im Mittel $0{,}73 \cdot 10^{-6}$, und auch Ruppin (54) kam auf Grund seiner vom Standpunkte der Dissoziationstheorie durchgeführten Berechnungen zu dem Schlusse: „Meerwasser hat stets eine etwas höhere Hydroxylionenkonzentration, als dem Neutralpunkt entspricht.“ Neuerdings hat Palitzsch (42, daselbst auch anderweitige Literatur) mit kolorimetrischer Methode die $H^{\cdot}$-Konzentration im Wasser verschiedener Meere gemessen. Er fand im allgemeinen Werte zwischen $10^{-7,95}$ und $10^{-8,35}$. Mit sehr wenigen Ausnahmen nahm die $H^{\cdot}$-Konzentration mit der Tiefe zu, doch war kein deutlicher Zusammenhang mit dem O_2-Gehalt des Wassers nachweisbar. Seine Messungen, die mit denen von Ringer gut übereinstimmen, ergaben auch für das (infolge der Anwesenheit von H_2S) „sauerste“ Wasser des Schwarzen Meeres einen Wert ($10^{-7,26}$), der alkalischer ist als der einer neutralen Lösung.

Auf jeden Fall ist die aktuelle OH'-Konzentration also völlig zu scheiden von dem üblichen Begriff der „Alkalinität“ im obigen Sinne, deren Messung durch die zur Neutralisierung des CO_2-frei gedachten Wassers erforderliche CO_2-Menge sich als sehr vorteilhaft in der Hydrographie allgemein eingebürgert hat. Der neuerdings von Fox (19) gemachte Vorschlag, die „Alkalinität“ statt in Kubikzentimetern CO_2 pro Liter in Gramm OH pro Liter auszudrücken, erscheint unzweckmäßig, da auch dieser Wert ja nur aus der zur Titration verwendeten Säure berechnet wird, und die Gefahr einer Verwechselung mit der aktuellen OH'-Konzentration hier noch viel näher liegt.

vorhandene Gesamtmenge an CO_2 zwar reichlich im Ueberschuß ist, um lediglich als neutrales Karbonat gebunden zu sein, aber unzureichend, um alles überschüssige Alkali in Bikarbonat zu verwandeln, woraus Tornoe den Schluß zog, daß das Seewasser ein Gemisch von neutralem und saurem Karbonat darstelle, aber keine Spur freier Kohlensäure enthalte.

Auch Dittmar (12) kam auf Grund der Seewasseranalysen der „Challenger"-Expedition zu dem Resultat, daß das Vorhandensein freier CO_2 zu den Seltenheiten gehöre, da der Gesamtgehalt an CO_2 meist ungefähr der zur Bildung des Bikarbonats erforderlichen Menge entspreche, oft sie nicht einmal erreiche, und Natterer (41) fand im Mittelmeer stets das letztere Verhalten realisiert und kam so gleichfalls zu dem Schluß, daß im Meerwasser neutrales und saures Karbonat, aber nirgends, auch am Grunde nicht, freie CO_2 vorhanden sei[1]).

Allein diese aus dem Verhältnis der Gesamtkohlensäure zu der Alkalinität abgeleitete Schlußfolgerung, die besonders für die Auffassung der CO_2-Assimilation durch die Wasserpflanzen von großer Bedeutung wäre, ist gleichwohl irrig. Schon Dittmar hatte beobachtet, daß das von ihm bereitete künstliche Seewasser beim Schütteln mit Luft CO_2 abgab, und hatte daraus das Vorhandensein einer Dissoziationsspannung gefolgert. Hamberg (21) hat diesen Vorgang in umgekehrter Weise experimentell verfolgt, indem er einen Luftstrom von konstantem CO_2-Gehalt bei verschiedener Temperatur durch reines oder verdünntes Seewasser durchleitete. Er fand, daß die Gesamtmenge der CO_2 mit steigender Temperatur abnimmt, und daß die „Sättigung", d. h. das Verhältnis der Gesamtkohlensäure zu der Alkalinität mit der Verdünnung ansteigt. Durch diese Beobachtungen wurde er als erster dazu geführt, auf den ganzen Prozeß das Guldberg-Waagesche Massenwirkungsgesetz anzuwenden. Danach hätte man eine Mischung von vier Reaktionsprodukten anzunehmen: freies Alkali (in praktisch zu vernachlässigender Menge), normales Karbonat, Bikarbonat und freie Kohlensäure. Die letzten drei Größen und die Temperatur müssen in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnisse zueinander stehen, so daß jede derselben durch die drei anderen bestimmt sein muß (zit. nach Krogh, 33).

Krogh (33) hat nun direkte Bestimmungen des Absorptionskoeffizienten, der Tension und des CO_2-Gehaltes im Seewasser ausgeführt und die gegenseitige Abhängigkeit der beiden letzten Größen voneinander bei konstanter Temperatur, und die Veränderungen der Tension bei konstantem CO_2-Gehalt und veränderter Temperatur untersucht.

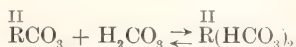
In der folgenden Tabelle sind einige Absorptionskoeffizienten des destillierten Wassers auf Grund der Bestimmungen von Bohr und Bock (aus Landolt und Börnstein, Tabellen, 3. Aufl., p. 601/2) und die von Krogh auf Grund von vier Bestimmungen berechneten Absorptionskoeffizienten schwach angesäuerten Seewassers von 35,19 Prom. Salinität wiedergegeben.

t° C	destilliertes Wasser	Seewasser
0	1,713	1,41
5	1,424	1,17
10	1,194	0,99
15	1,019	0,85
20	0,878	0,73
24	0,781	0,66

1) Neuerdings hat Ruppin (54) in der Ostsee das Verhältnis der Gesamtkohlensäure zur Alkalinität an der Oberfläche auch stets kleiner als 2 (und größer als 1), in den Bodenwasserproben aber meist höher als 2 gefunden. In der Nordsee war ein derartiger Unterschied zwischen Oberflächen- und Bodenwasser nicht zu beobachten.

Die von KROGH für das Seewasser gefundenen Absorptionskoeffizienten stimmen fast vollständig mit den von HAMBERG für reine NaCl-Lösung berechneten überein. Verminderungen des Salzgehaltes bis zu 32 Prom. können vernachlässigt werden, bei weiterer Verdünnung auf 26,6 oder 17,8 Prom. ist α mit 1,05 bzw. 1,10 zu multiplizieren (nach HAMBERG, zit. nach KROGH).

Da die freie Base, wie erwähnt, zu vernachlässigen ist, so handelt es sich nach KROGH um einen reversiblen Prozeß zwischen normalem Karbonat und freier Kohlensäure. Nimmt man auf Grund von Erwägungen, die bereits DITTMAR angeführt hat, an, daß die CO_2 fast ausschließlich mit Ca und Mg, also mit zweiwertigen und nicht mit einwertigen Basen verbunden ist, so wird dieser Prozeß dargestellt durch die Gleichung



$$\overset{II}{R}CO_3 + H_2CO_3 \rightleftarrows \overset{II}{R}(HCO_3)_2$$

und es muß dann nach dem Massenwirkungsgesetz $\frac{(a-x)(l-x)}{x}$ = Konstant sein, wenn a das Aequivalentgewicht von H_2CO_3, l das von $\overset{II}{R}CO_3$ und x die Menge des gebildeten Bikarbonates ist.

Die mit Seewasser angestellten Versuche von KROGH ergaben, daß bei niedriger Tension der CO_2 bis zu $^3/_{10000}$ Atmosphären (bei 15°) das experimentelle Ergebnis mit der Theorie völlig übereinstimmt, darüber hinaus nicht mehr. Die Annahme, daß die Kohlensäure an die alkalischen Erden, im wesentlichen an das Ca gebunden sei, wird also durch die Versuche bestätigt.

Mit zunehmender Temperatur steigt bei gleichem CO_2-Gehalt die CO_2-Tension infolge der Verminderung des Absorptionskoeffizienten.

Für das Süßwasser, über das KROGH Untersuchungen nicht angestellt hat, dürften nach ihm die gleichen Gesetze gelten.

Gegenüber der Darstellung der CO_2-Bindung von HAMBERG und KROGH hat FOX (19) eine solche unter Zugrundelegung der Ionentheorie gegeben. Hier ist die Unterscheidung von normalem und saurem Karbonat insofern belanglos, als man es in beiden Fällen mit HCO_3-Ionen zu tun hat. Die chemische Massengleichung lautet nach FOX $\frac{(CO_2)(OH)}{(HCO_3)}$ = Konstant und $\frac{ay}{x-a}$ = Konstant, wenn a die Menge der freien CO_2, x die Gesamt-CO_2 und y die „Alkalinität", ausgedrückt in Gramm OH pro Liter (vgl. die Anmerkung auf p. 11), bedeutet. Auf Grund dieser Gleichungen hat FOX in einer Reihen von Versuchen für Wasser von bestimmtem Cl-Gehalt, bestimmter Temperatur und bestimmtem CO_2-Druck die Konstanten berechnet und aus diesen eine (komplizierte) Formel abgeleitet, welche den CO_2-Gehalt (in Kubikzentimetern pro Liter), die Temperatur, den CO_2-Druck, die Alkalinität (in Gramm OH pro Liter) und einen von dem Cl-Gehalt und der Temperatur abhängigen Faktor zueinander ins Verhältnis setzt. Die auf Grund dieser Formel berechneten und die experimentell gefundenen Werte stimmen gut überein.

Eine eingehende Darlegung der Verhältnisse der CO_2-Bindung vom Standpunkte der elektrolytischen Dissoziationstheorie sowie der GIBBSschen Phasenregel hat neuerdings RUPPIN (54) gegeben.

Durch diese Untersuchungen ist also erwiesen, daß ein Karbonate enthaltendes Wasser im allgemeinen auch freie CO_2 enthalten muß. Die Menge derselben aber, bzw. der aus ihrer Anwesenheit resultierende CO_2-Druck, ist, wie wir gleich sehen werden, meist äußerst gering.

Der Gesamtgehalt des Wassers an CO_2 ist naturgemäß, ebenso wie der Gehalt an O_2, Schwankungen unterworfen; alle Momente

welche eine Verminderung des O_2-Gehaltes herbeiführen, werden im allgemeinen auf eine entsprechende Vermehrung des CO_2-Gehaltes hinwirken und umgekehrt, wie wir schon im vorangehenden Abschnitte mehrfach zu erwähnen Gelegenheit hatten. Vor allem gilt dies, wie wir gesehen haben, für den regulatorischen Einfluß, den die assimilatorischen Prozesse der grünen Pflanzen auf den Gasgehalt besonders des Süßwassers ausüben. Der CO_2-Gehalt des letzteren wird begreiflicherweise überhaupt große Verschiedenheiten aufweisen, vor allem mit der Größe der Alkalinität.

Aber auch der CO_2-Gehalt des Ozeans, der ebenso wie der O_2-Gehalt desselben eine erheblich größere Konstanz zeigt (er wurde in verschiedenen Meeren zu rund 50 ccm pro Liter gefunden), ist nach Krogh (33), der die verschiedenen ihn beeinflussenden Momente eingehend diskutiert hat, wahrscheinlich in seiner Gänze nicht unvariabel. Für Aenderungen des CO_2-Gehaltes dürfte hier der Gasaustausch mit der Atmosphäre die größte Rolle spielen. Schon Schlössing (55) hat darauf hingewiesen, daß dem Ozean eine wichtige Rolle als Regulator des CO_2-Gehaltes der Luft zukommt, indem durch die von der Tension der CO_2 abhängige größere oder geringere Dissoziation des Bikarbonates eine Abgabe bzw. Aufnahme von CO_2 aus der Luft erfolgen muß, und hat durch einfache Rechnung dargelegt, daß der Gehalt an Bikarbonat ausreichend ist, um diesen regulatorischen Einfluß allen Schwankungen des CO_2-Gehaltes gegenüber behaupten zu können, was auch Krogh und Fox neuerdings betont haben.

Die direkte Bestimmung der CO_2-Tension durch Krogh ergab in dem von ihm untersuchten Gebiete des Nord-Atlantik und in der Davisstraße einen CO_2-Druck, der zweifellos erheblich niedriger war, als der (nicht direkt gemessene) CO_2-Druck in der Atmosphäre, so daß mithin eine Aufnahme von CO_2 aus der Luft stattfinden mußte. Dieses Resultat würde, wie Krogh (34) in einer zweiten Untersuchung dargetan hat, eine sehr allgemeine Gültigkeit besitzen, da der Vergleich der bisher vorliegenden Angaben über den CO_2-Gehalt der Land- und der Ozeanatmosphäre ergibt, daß der letztere fast durchwegs niedriger ist als der erstere, daß mithin eine CO_2-Absorption durch das Meer erfolgt. Der CO_2-Druck im Seewasser ist also im allgemeinen noch niedriger als der der Luft, der selbst nur $^{2-4}/_{10000}$ des Atmosphärendruckes beträgt, besitzt demnach einen für die respiratorischen Vorgänge vollständig zu vernachlässigenden Wert. Nur ausnahmsweise, wie erwähnt, sah Dittmar die Menge der Gesamtkohlensäure die Menge der als Bikarbonat bindbaren übertreffen [so neuerdings auch Ruppin (54) in Bodenwasserproben der Ostsee, vgl. p. 12, Anm.], woraus sich ein größerer Gehalt an freier CO_2 und damit auch ein größerer CO_2-Druck berechnet. In vereinzelten Fällen (etwa in der Nähe unterseeischer CO_2-Quellen) mag er auch im Meere bedrohliche Höhen erreichen können.

Größer sind naturgemäß die Verschiedenheiten der CO_2-Tension im Süßwasser, wo sie von Null (vgl. Krogh, 33, p. 371) bis zu dem gewaltigen CO_2-Druck mancher Mineralquellen von 1—2 Atmosphären (vgl. Roloff, 52) ansteigen kann. Direkte Bestimmungen liegen auch hier nur von Krogh vor, doch dürfen wir annehmen, daß auch im Süßwasser hohe CO_2-Drucke zu den Seltenheiten, sehr niedere zur Regel gehören. So fand Krogh im Fure-Sø eine CO_2-Tension von 0,035—0,15 Proz. Atmosphären; Hoppe-Seyler (24) fand im Boden-

see 4—5 ccm freie CO_2, was einem CO_2-Druck von etwas 0,4 bis 0,5 Proz. des Atmosphärendruckes entsprechen würde.

Da die respiratorische CO_2-Abgabe unmittelbar von der Höhe des CO_2-Druckes (und nicht des CO_2-Gehaltes) abhängt, so erscheint die Frage von besonderem Interesse, in welchem Maße der CO_2-Druck des Wassers durch Aenderungen des CO_2-Gehaltes (wie sie ja die CO_2-Abgabe stets mit sich bringt) beeinflußt wird. Schon eingangs haben wir erwähnt, daß infolge der großen Löslichkeit der CO_2 selbst in reinem Wasser bei mittlerer Temperatur ca. 30mal so große CO_2- wie O_2-Mengen erforderlich sind, um den gleichen Gasdruck zu erzeugen (vgl. p. 2), d. h. also, daß bei gleicher O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe die durch den Atmungsprozeß bewirkte Erhöhung des CO_2-Druckes nur etwa den 30. Teil der Verminderung des O_2-Druckes betragen wird. Durch die Alkalinität des Wassers, insbesondere des Seewassers, wird dieses Verhältnis noch in außerordentlichem Maße gesteigert. Krogh (34) hat berechnet, daß eine Tensionsdifferenz von nur 0,001 Proz. im Seewasser eine jährliche Aufnahme bzw. Abgabe von 4000 Millionen Tonnen Kohle bewirken würde (!). Fox (19) hat berechnet, daß, um Seewasser (von bestimmter Alkalinität) mit einer CO_2-Tension von 0,02 Proz. in solches mit 0,03 Proz. CO_2-Druck überzuführen, etwa 2 ccm CO_2 pro Liter erforderlich wären; während 0,1 ccm CO_2 pro Liter hinreichen, um eine solche Drucksteigerung in der atmosphärischen Luft zu bewirken, benötigt Seewasser also rund die 20-fache Menge. Diese Beispiele zeigen, daß ungeheure Aenderungen des CO_2-Gehaltes kaum merkliche Aenderungen des CO_2-Druckes nach sich ziehen, eine Tatsache, die offenbar für die CO_2-Abgabe bei der Wasseratmung von großer Bedeutung sein muß und auf die wir später noch mehrfach zurückkommen werden.

B. Die Luft als respiratorisches Medium.

Den wechselvollen und verwickelten Verhältnissen des Gashaushaltes im Wasser gegenüber erscheint das Verhalten der Luft als respiratorischen Mediums als ein relativ einfaches Problem. Die Zusammensetzung der Luft ist, wie die an den verschiedensten Orten der Erdoberfläche angestellten Untersuchungen ergeben haben, in ihrem Verhältnis zwischen Sauerstoff und Stickstoff bekanntlich äußerst konstant. Die Schnelligkeit der Gasdiffusion bewirkt, daß alle lokalen Störungen dieses Verhältnisses sogleich ausgeglichen werden, ehe sie einen in Betracht kommenden Wert erreichen können. Etwas größer sind relativ, d. h. im Verhältnis zu der an sich ja sehr geringen Menge, die Schwankungen des CO_2-Gehaltes, die besonders infolge atmosphärischer Einflüsse, sowie infolge der verschieden starken CO_2-Abgabe des Erdbodens (s. unten) und der CO_2-Absorption durch Gewässer (s. oben) mehrere hundert Proz. betragen können. (Eine zusammenfassende Erörterung dieser Einflüsse findet sich bei Wollny, 63.) Sie besitzen Bedeutung für die assimilatorische Tätigkeit der grünen Pflanzen (die ihrerseits auch wieder geringfügige Schwankungen des CO_2-Gehaltes hervorruft), für die respiratorischen Vorgänge sind sie völlig belanglos. Nur in ganz exzeptionellen Fällen kann der CO_2-Gehalt der Luft durch Exhalationen eine das Leben gefährdende Höhe erreichen (Hundsgrotte).

Der Gedanke, daß der Antagonismus der respiratorischen Funktionen der Organismen und der CO_2-Assimilation der Pflanzen als regulatorisches Agens das Gleichgewicht der Luftzusammensetzung garantiere, ist schon zu Priestleys Zeiten im Anschluß an seine großen Entdeckungen ausgesprochen worden und allgemein geläufig, obwohl der Umfang dieser Regulation in der freien Luft jedenfalls sehr viel schwerer exakt festzustellen ist als in natürlichen Gewässern. Daß das Problem des Kreislaufs der Gase auch in der Luft in Wirklichkeit viel komplizierter ist, besonders durch die Beteiligung der den größten Teil der Erdoberfläche einnehmenden Wassermassen, ist schon oben angedeutet worden.

Während die relative Zusammensetzung der Luft auf der ganzen Erdoberfläche in beliebiger Höhe keine nennenswerten Veränderungen aufweist, erfährt die absolute Größe des Luftdruckes und damit auch des Sauerstoffdruckes bekanntlich mit zunehmender Höhe eine kontinuierliche Abnahme. Dadurch erleidet die Luft als respiratorisches Medium eine immer wachsende Verschlechterung, die oberhalb einer gewissen Höhe ein jedes Leben unmöglich machen muß. Diese Höhe selbst ist begreiflicherweise für die einzelnen Organismen sehr verschieden. Während die auf eine nur geringe äußere O_2-Zufuhr angewiesenen Pflanzen unbeschadet die höchsten Bergspitzen zu bewohnen vermöchten, wenn nicht Eis und Schnee weit unterhalb dieser Grenze ihr Fortkommen verhinderten, machen sich beim Menschen in einer Höhe von mehr als 5000 m bei einem O_2-Druck, der etwa die Hälfte des normalen beträgt, meist Zeichen einer unzureichenden O_2-Zufuhr bemerkbar, oft schon in viel geringerer Höhe. Andere mit vollkommeneren Atmungsorganen ausgerüstete Warmblüter aber, die Vögel, können, wie noch zu erwähnen sein wird, vielfach weit über diese Höhen hinaus mühelos existieren.

Von nicht minder großem Interesse, aber bisher nur vom agrikultur-chemischen Gesichtspunkt erforscht, sind die Veränderungen, welche die Luft als respiratorisches Medium unterhalb der Erdoberfläche erfährt. Schon unmittelbar über der letzteren kann der CO_2-Gehalt relativ beträchtlich ansteigen, z. B. in abgeschlossenen Waldkomplexen durch die CO_2-Exhalation des Erdbodens den doppelten Wert annehmen wie in der freien Luft (Ebermayer, 14), und kann in der Erde selbst sehr erhebliche Werte erreichen. So sahen Boussingault und Lévy (5) mit einer Methode, welche eher zu niedrige CO_2-Werte liefern konnte, in frisch gedüngtem Land den CO_2-Gehalt der in der Erde enthaltenen Luft bis 9,74 Proz. erreichen. Die Summe von CO_2 und O_2 war in allen Fällen fast ebenso groß wie der O_2-Gehalt der Luft, sodaß die Anreicherung mit Kohlensäure offenbar von Oxydationsprozessen herrührt. Selbst im Geröllboden, der also keine nennenswerten Mengen von Humus enthält, beobachtete Pettenkofer (43) eine beträchtliche Erhöhung des CO_2-Gehaltes, im Sommer in 4 m Tiefe bis zu 2,8 Proz., und Fleck (mitgeteilt von Pettenkofer) fand in der Bodenluft des botanischen Gartens zu Dresden als Maximum einen CO_2-Gehalt von fast 8 Proz. in 6 m Tiefe. Auch hier entsprach der Zunahme des CO_2-Gehaltes eine gleich große Verminderung des O_2-Gehaltes. Da die Ursache für die Veränderung des Gasgehaltes demnach in im Erdboden sich abspielenden (wahrscheinlich in erster Linie durch Bakterien bedingten) Oxydationsprozessen zu suchen ist, so muß die Zusammensetzung der Bodenluft einerseits von allen

jenen Faktoren abhängen, welche die Intensität dieser Prozesse beeinflussen, andererseits von denjenigen Faktoren, welche für die Schnelligkeit des Gasaustausches zwischen der Bodenluft und der freien Atmosphäre maßgebend sind. Bezüglich einer näheren Darlegung dieser Faktoren sei auf eine Zusammenstellung von Wollny (64) verwiesen. Außer der prozentischen Zusammensetzung muß jedenfalls auch die absolute Menge der Bodenluft große Verschiedenheiten aufweisen; die von Boussingault und Lévy hierüber angestellten Untersuchungen erscheinen jedoch aus methodischen Gründen wenig vertrauenswürdig.

Es wäre von Interesse, die Zusammensetzung der Luft in den unterirdischen Bauten der warmblütigen Erdbewohner zu kennen, sowie jene in den Bauten der staatenbildenden Insekten, in denen eine große Zahl lebhaft respirierender Tiere in wohl nicht allzu reichlich durchlüfteten Räumen zusammenwohnt; doch scheinen bisher keinerlei Untersuchungen hierüber vorzuliegen.

Anhang: Das Verhalten unter Wasser befindlicher Gasansammlungen.

Bei den im Wasser lebenden Organismen werden wir mehrfach der Erscheinung begegnen, daß im Organismus (oder mitunter außerhalb desselben in seiner nächsten Umgebung) sich Gasansammlungen vorfinden, die als Vermittler des Gasaustausches fungieren oder doch für das Verständnis der hierbei wirksamen Kräfte von prinzipieller Bedeutung sind. Solche Gasansammlungen unter Wasser bieten eigenartige physikalische Verhältnisse dar, über die vielfach nicht genügende Klarheit zu herrschen scheint und die daher im folgenden einer kurzen Erörterung unterzogen werden mögen.

Eine freie Ansammlung eines Gases oder Gasgemisches unter Wasser kann sich niemals in einem Zustande stationären Gleichgewichtes befinden. Denn ein solcher ist nur dann möglich, wenn die Partiardrucke sämtlicher das betreffende Gasgemisch zusammensetzenden Bestandteile gleich sind den Partiardrucken in der Umgebung, mit welcher das Gasgemisch auf dem Wege der Diffusion in Gasaustausch zu treten vermag; dies aber ist, wie eine einfache Betrachtung lehrt, unter Wasser niemals möglich. Ein Beispiel: Nehmen wir an, wir hätten es mit luftgesättigtem Wasser zu tun, d. h. mit solchem, welches sich mit der auf ihm lastenden Atmosphäre unter den gegebenen Bedingungen im Zustande des Gleichgewichtes befindet, dann ist der Druck der gelösten Gase in allen Tiefen des Wassers gleich dem in der Atmosphäre, also bei mitlerem Luftdruck rund 160 mm Hg für den Sauerstoff und rund 600 mm Hg für den Stickstoff. Bringen wir nun in eine Tiefe von 10 m eine Luftblase, so lastet auf dieser außer dem Druck der Atmosphäre noch der Druck der 10 m hohen Wassersäule, mithin ein Gesamtdruck von 2 Atmosphären, und der Partiardruck der sie zusammensetzenden Gase wird 320 mm Hg für den O_2 und 1200 mm Hg für den N_2 betragen. Demgemäß muß eine Absorption beider Gase erfolgen, die zu einer fortschreitenden Verkleinerung und schließlich zu einem völligen Verschwinden der Luftblase führen muß. (Würde die Absorption beider Gase mit gleicher Gewindigkeit vor sich gehen, so würde hierbei die Zusammensetzung der Luftblase und der Partiardruck der Bestandteile bis zum Schluß keine Veränderung erfahren. Da aber der O_2 schneller in das Wasser diffundiert als der N_2, so wird der Prozentgehalt an O_2 immer mehr abnehmen, der an N_2 immer mehr ansteigen, bis schließlich eine Zusammensetzung von $10^1/_2$ Proz. O_2 und $89^1/_2$ Proz. N_2 erreicht ist, bei welcher der Partiardruck des $O_2 = 160$ mm und der des $N_2 = 1360$ mm Hg wird, also ein Ausgleich des O_2-Druckes mit dem des umgebenden Wassers erfolgt ist. Allein auch dieser Zustand ist nur ein vorübergehender; denn mit der weiteren Absorption des N_2 ist auch wiederum ein Ansteigen des Prozentgehaltes und damit

auch des Partiardruckes des O_2 verbunden, der nun auch wieder absorbiert werden muß, usf. bis zum völligen Verschwinden der Luftblase.) Im gelösten Zustande sind, wie schon erwähnt, die Gase mit ihrem Partiardruck vollkommen unabhängig von der Größe des Wasserdrucks.

Die gleichen Betrachtungen, wie sie für die Luftblase angestellt wurden, gelten offenbar nicht bloß für jedes andere Gasgemisch, sondern auch für Gasansammlungen, die nicht frei, sondern von einer nachgiebigen und für Gase permeablen Membran umschlossen sind. Auch sie müssen dem Wirken der Diffusionskräfte überlassen, allmählich resorbiert werden, wenn nicht durch anderweitige Prozesse für einen Ersatz der absorbierten Gase gesorgt ist. Es ergibt sich weiter daraus die wichtige Schlußfolgerung, die bisher anscheinend nicht genügend Beachtung gefunden hat, daß eine solche von einer nachgiebigen und permeablen Membran umschlossene Gasansammlung unter Wasser niemals durch Diffusionskräfte allein entstanden sein kann, da der Partiardruck mindestens eines Gases höher sein muß als der der Umgebung. Eine solche Gasansammlung kann also nur in der Weise entstehen, daß entweder atmosphärische Luft an der Oberfläche aufgenommen oder mindestens ein Gas durch irgendwelche in den umgebenden Zellen sich abspielende Prozesse chemischer oder physikalischer Natur („Sekretion") freigemacht wird; ist einmal auf eine dieser beiden Arten ein mit Gas erfüllter Hohlraum geschaffen, dann können die übrigen in der umgebenden Flüssigkeit gelösten Gase bis zu der ihrem Partiardruck entsprechenden Höhe durch einfache Diffusion in ihn hineingelangen.

Anders stellen sich die Verhältnisse dar, wenn die unter Wasser befindliche Gasansammlung von einer zwar permeablen, aber nicht nachgiebigen, sondern starren Wandung umgeben ist. In diesem Falle wird der Wasserdruck von den Wänden getragen, und einem Ausgleich der Gasspannungen mit jenen der Umgebung steht nichts im Wege. Würde ein derartiger von starren permeablen Wänden umgebener Hohlraum in luftgesättigtes Wasser versenkt, so würde eine Diffusion so lange stattfinden, bis die im Inneren enthaltenen Gase die Zusammensetzung und den Druck der atmosphärischen Luft angenommen haben, und damit wäre (unabhängig von der Tiefe) ein stationärer Gleichgewichtszustand erreicht.

Literatur.

Die respiratorischen Medien.

1. ***Adeney, W. E.,*** *Philos. Mag., Vol. 6 (1905), p. 360 (zit. nach Krümmel, 35).*
2. ***Ardelt, E.,*** *Ueber die Diffusion der Luft und ihrer Hauptbestandteile, des Sauerstoffs und Stickstoffs, durch Wasser und Salzlösungen. Inaug.-Diss. Münster, 1904.*
3. ***Berg, O.,*** *und* ***Knauthe, K.,*** *Ueber den Einfluß der Elektrizität auf den Sauerstoffgehalt unserer Gewässer. Naturwiss. Rundschau, 13. Jahrg. (1898), p. 661 u. 675.*
4. ***Berthold, G.,*** *Ueber die Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 3 (1882), p. 393.*
5. ***Boussingault*** *et* ***Lévy,*** *Mémoire sur la composition de l'air confiné dans la terre végétale. Ann. Chim. Phys., (3) T. 37 (1853) p. 1; auch in Boussingault, Mémoires de chimie agricole et physiologie, Paris 1854, p. 325 (deutsche Uebers. von Graeger, Halle 1856, Bd. 4, p. 179).*
6. ***Boyle, Robert,*** *New pneumatical experiments about respiration. Philos. Transact., 1670, p. 2011.*
7. ***Carpenter, Jeffreys*** *and* ***Thomson,*** *Preliminary Report of the Scientific Exploration of the Deep Sea in H. M. Survayingvessel „Porcupine" during the Summer of 1869. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 18 (1870), p. 397.*
8. ***Chun, C.,*** *Die vertikale Verbreitung des marinen Planktons. Compt. rend. du VI. Congrès intern. de Zool. tenu à Berne 1904, p. 113.*
9. *— Aus den Tiefen des Weltmeeres, Jena 1900, p. 183.*
10. ***Cronheim, W.,*** *Die Bedeutung der pflanzlichen Schwebeorganismen für den Sauerstoffhaushalt des Wassers. Plöner Forschungber., Teil 11 (1904) p. 276.*

11. **Czapek, F.**, *Biochemie der Pflanzen, Jena 1905, Bd. 2, p. 378.*
12. **Dittmar, W.**, *Report on researches into the composition of ocean-water. The Voyage of H. M. S. Challenger, Physics and Chemistry, Vol. 1.*
13. **Duncan, C.**, *und* **Hoppe-Seyler, F.**, *Ueber die Diffusion von Sauerstoff und Stickstoff im Wasser. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 17 (1892), p. 147.*
14. **Ebermayer, E.**, *Mitteilungen über den Kohlensäuregehalt der Waldluft etc. Wollnys Forschungen a. d. Gebiete d. Agricultur-Physik, Bd. 1 (1878), p. 158.*
15. **Exner, F.**, *Ueber den Durchgang der Gase durch Flüssigkeitslamellen. Poggendorffs Ann. d. Physik u. Chemie, Bd. 155 (1875), p. 321 u. 443.*
16. **Forel, F. A.**, *La faune profonde des lacs Suisses. Neue Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwiss., Bd. 29, 2. Abt. (1885), p. 41.*
17. **Fox, Ch. I. I.**, *On the determination of the atmospheric gases dissolved in sea-water. Publications de circonstance, No. 21, Copenhague 1905.*
18. —, *On the coefficients of absorption of the atmospheric gases in distilled water and sea-water. Part I, Nitrogen and oxygen. Ebenda, No. 41 (1909).*
19. — *On the coefficients etc. Part II, Carbonic acid. Ebenda, No. 44 (1909).*
20. **Friedenthal, H.**, *Ueber die Reaktion des Blutserums der Wirbeltiere etc. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 4 (1904), p. 57.*
21. **Hamberg, A.**, *Om kolsyran i hafsvattnet. Bihang K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 10 (1885), No. 13, p. 31 (zit. nach Krogh, 33).*
22. **Hayes, A.**, *On the different chemical conditions of the water at the surface of the ocean and at the bottom, on soundings. Sillimans American Journ. of Science and Arts, (2) Vol. 9 (1851), p. 241.*
23. **Hoppe-Seyler, F.**, *Weitere Versuche über die Diffusion von Gasen in Wasser. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 19 (1894), p. 411.*
24. — *Ueber die Verteilung absorbierter Gase im Wasser des Bodensees und ihre Beziehung zu den in ihm lebenden Tieren und Pflanzen. Schriften d. Vereins f. Geschichte d. Bodensees, Heft 24 (1895), p. 29.*
25. **Hüfner, G.**, *Ueber die Bestimmung der Diffusionskoeffizienten einiger Gase für Wasser. Wiedemanns Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 60 (1897), p. 134.*
26. — *Ueber die verschiedenen Geschwindigkeiten, mit denen sich die Gase im Wasser verbreiten etc. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1897, p. 112.*
27. **Jacobsen, I. P.**, *Die Löslichkeit von Sauerstoff im Meerwasser durch Winklers Titriermethode bestimmt. Meddelelser fra Kommissionen for Havundersøgelser, Serie Hydrografi, Bd. 1 (1905), No. 8.*
28. **Jacobsen, O.**, *Ueber die Luft des Meerwassers. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 167 (1873), p. 1.*
29. **Jolyet, F.**, et **Regnard, P.**, *Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. 2. Partie. Arch. d. Physiol. norm. et pathol., (2) T. 4 (1877), p. 584.*
30. **Knauthe, K.**, *Der Kreislauf der Gase in unseren Gewässern. Biol. Ctbl., Bd. 18 (1898), p. 785.*
31. — *Beobachtungen über den Gasgehalt der Gewässer im Winter. Ebenda, Bd. 19 (1899), p. 783.*
32. **Knudsen, M.**, *Ueber das Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Sauerstoff- und dem Kohlensäuregehalt des Meerwassers und dem Plankton des Meeres. Ann. d. Hydrographie, 24. Jahrg. (1896), p. 463. — Le plankton marin et les gaz de l'eau de mer. Revue scientif., (4) T. 7 (1897), p. 584.*
33. **Krogh, A.**, *On the tension of carbonic acid in natural waters and especially in the sea. Meddelelser om Grønland, Vol. 26 (1904), p. 333.*
34. — *The abnormal CO_2-percentage in the air in Greenland and the general relations between atmospheric and oceanic carbonic acid. Ebenda, p. 409.*
35. **Krümmel, O.**, *Handbuch der Oceanographie, Bd. 1 (Stuttgart 1907), Kap. 3, Abschnitt 6 (Die Gase des Meerwassers), p. 292.*
36. **Lebedintzeff, A.**, *Ber. d. K. russ. Fischzuchtanstalt von Nikolskoje für 1905, (zit. nach Krümmel, 35).*
37. **Legendre, R.**, *Recherches océanographiques faites dans la région littorale de Concarneau pendant l'été de 1907. Bull. de l'Institut Océanographique, No. 111 (1908).*
38. **Levy, B.**, *Untersuchungen über die Zusammensetzung des Gases, welches das Meerwasser in verschiedenen Tageszeiten enthält. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 58 (1846), p. 326; auch in Ann. de Chim. et de Phys., (3) T. 17 (1846), p. 5.*
39. **Marshall, W.**, *Die deutschen Meere und ihre Bewohner, Leipzig 1895, p. 63.*
40. **Morren, A.**, *Sur l'influence qu'exercent et la lumière et la substance organique de couleur verte etc. Ann. de Chim. et de Phys., (3) T. 1 (1841), p. 456. —*

Recherches sur les gaz que l'eau de mer peut tenir en dissolution etc. Ebenda, (3) T. 12 (1844), p. 5.

41. **Natterer, K.**, *Chemische Untersuchungen im östlichen Mittelmeer. Ber. d. Kommiss. f. Erforsch. d. östl. Mittelmeeres, Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. (Wien), Bd. 59, 60 u. 61 (1892—94).*
42. **Palitzsch., S.**, *Ueber die Messung und die Größe der Wasserstffionenkonzentration des Meerwassers. Biochem. Ztschr., Bd. 37 (1911), p. 116.*
43. **v. Pettenkofer, M.**, *Ueber den Kohlensäuregehalt der Grundluft im Geröllboden von München etc. Ztschr. f. Biol., Bd. 7 (1871), p. 395; Bd. 9 (1873), p. 250.*
44. **Pettersson, O.**, *A review of Swedish hydrographic research in the Baltic and the North Seas. Scottish Geograph. Magaz., Vol. 10 (1894), p. 282, 449, 525, 617.*
45. — *Zur Methodik der hydrographischen Forschung. Ann. d. Hydrographie, 26. Jahrg. (1898), p. 312.*
46. — *Die hydrographischen Untersuchungen des Nordatlantischen Oceans. Petermanns Mitteil., Bd. 46 (1900), p. 1.*
47. **Provençal** et **Humboldt**, *Recherches sur la respiration des poissons. Mém. de Phys. et de Chim. de la Soc. d'Arcueil, T. 2 (1809), p. 559 (übers. in Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 1 [1811], p. 86.)*
48. **Pütter, A.**, *Der Stoffhaushalt des Meeres. Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 7 (1907), p. 321.*
49. — *Vergleichende Physiologie. Jena, Fischer, 1911.*
50. **Regnard, P.**, *La vie dans les eaux, Paris 1891.*
51. **Ringer, W.**, *Verhandelingen uit het Rijksinstitut voor het Onderzoek der Zee. II. Teil, 1907/8, 3 (zit. nach Ruppin, 54).*
52. **Roloff, M.**, *in Koránvi und Richter, Physikalische Chemie und Medizin, Bd. 2, Leipzig 1908, p. 282.*
53. **Ruppin, E.**, *Zweiter Beitrag zur Bestimmung und Verwertung des Gasgehaltes des Meerwassers. Wiss. Meeresuntersuch., N. F. Bd. 8 (1905), Abt. Kiel, p. 127.*
54. — *Die Alkalinität des Meerwassers. Ebenda, N. F. Bd. 11 (1910), Abt. Kiel, p. 277.*
55. **Schloesing, Th.**, *Sur la constance de la proportion d'acide carbonique dans l'air. Compt. rend. Acad., T. 90 (1880), p. 1410.*
56. **Spitta, O.**, *Untersuchungen über die Verunreinigung und Selbstreinigung der Flüsse. 2. Teil. Arch. f. Hygiene, Bd. 38 (1900), p. 215.*
57. **Thörner, W.**, *Ueber eine Ursache der Sterblichkeit der Fische bei Flußwasserverunreinigungen. Forschungsberichte über Lebensmittel, 4. Jahrg. (1897), p. 172.*
58. **Tornøe, H.**, *On the air in sea-water. The Norwegian North-Atlantic Expedition 1876—1878, Chemistry, p. 1 (deutsch in: Journ. f. prakt. Chem., Bd. 19 [1879], p. 401).*
59. — *On the carbonic acid in sea-water. Ebenda, p. 24 (deutsch in: Journ. f. prakt. Chem., Bd. 20 [1879], p. 44).*
60. **Walther, I.**, und **Schirlitz, P.**, *Studien zur Geologie des Golfes von Neapel. Ztschr. d. Dtsch. geolog. Ges., 1886, p. 295.*
61. **Winkelmann, A.**, *Absorption und Adsorption. Winkelmanns Handb. d. Physik, Bd. 1, 2. Hälfte, Leipzig 1908, p. 1523.*
62. **Winterstein, H.**, *Bemerkungen über die in dunkel gehaltenem Seewasser eintretenden Aenderungen des Sauerstoffgehaltes. Biochem. Ztschr., Bd. 19 (1909), p. 425.*
63. **Wollny, E.**, *Beiträge zur Frage der Schwankungen im Kohlensäuregehalt der atmosphärischen Luft. Wollnys Forschungen a. d. Gebiete d. Agrikulturphysik, Bd. 8 (1885), p. 405.*
64. — *Untersuchungen über den Einfluß der physikalischen Eigenschaften des Bodens auf dessen Gehalt an freier Kohlensäure. Ebenda, Bd. 9 (1886), p. 165.*
65. **Zuntz, N.**, *Ueber den Kreislauf der Gase im Wasser. Verhandl. d. Berl. physiol. Ges. Arch f.. (Anat. u.) Physiol., 1900, Suppl., p. 311.*

Spezieller Teil.

I. Pflanzen.

Die Erscheinungen des Gasaustausches der Pflanzenzellen besitzen nicht bloß pflanzenphysiologisches Interesse; ihr Studium bereichert unsere Kenntnisse von den allgemeinen physikalisch-chemischen Gesetzen des Gaswechsels der organisierten Materie überhaupt. Eine etwas eingehendere Erörterung der einschlägigen Untersuchungen erscheint daher angezeigt, wobei jedoch von einem jeden Eingehen in speziellere Einzelheiten Abstand genommen werden muß.

Der Gaswechsel der einzelnen Pflanzenzellen muß sich überall durch die wasserreiche Zellmembran hindurch vollziehen, da alle Zellen von einer solchen umschlossen werden. Der Weg aber, auf dem die Gase zu der äußeren Fläche dieser Zellmembran gelangen, bzw. sie verlassen, kann ein verschiedener sein. Bei den an der Oberfläche der Pflanze gelegenen Zellen ist ein direkter Gasaustauch mit dem respiratorischen Medium, also mit der umgebenden Luft oder dem umgebenden Wasser denkbar, bei dem mehr im Inneren der Pflanze gelegenen Zellen kann der Gasaustausch entweder durch Vermittlung benachbarter Zellen oder durch Vermittlung der „inneren Atmosphäre" der Pflanze erfolgen, d. h. jener Gasmengen, welche das die ganze Pflanze durchziehende Hohlraumsystem der intercellularen Kanäle und Lakunen erfüllen und nach Unger (33) im Durchschnitt fast $^1/_4$ des gesamten Volumens der Pflanze einnehmen.

1. Der Gasaustausch mit dem äußeren respiratorischen Medium.

a) Mit Spaltöffnungen versehene Pflanzen.

Der Gasaustausch zwischen dieser inneren und der äußeren Atmosphäre kann bei den Pflanzen, deren respiratorisches Medium teilweise oder zur Gänze von der Luft dargestellt wird, auch wieder auf zweifachem Wege erfolgen, entweder durch Diffusion durch die oberflächlichen Zellwände oder mittels freien Ausgleichs der Gasspannungen durch besondere Oeffnungen, „Pneumathoden" (Spaltöffnungen, Lenticellen), oder zufällige Risse, welche die beiden Atmosphären in direkte Kommunikation setzen. Welcher von diesen beiden Wegen bei dem respiratorischen und bei dem assimilatorischen Gasaustausch vorwiegend oder ausschließlich eingeschlagen wird, darüber ist viel diskutiert worden. Die einen betrachteten die oberflächliche Cuticula, die anderen die Stomata als den normalerweise allein betretenen Weg, während die dritten eine vermittelnde Stellung einnahmen. Die neueren Untersuchungen haben für die Landpflanzen zugunsten der zweiten Auffassung entschieden.

Nachdem schon Garreau (12) und Unger (33) auf Grund der verschiedenen Menge von $CaCO_3$, die sich in Gegenwart von Kalkwasser unter dem Einfluß der oberen (spaltöffnungsfreien oder -armen) und der unteren (spaltöffnungsreichen) Blattfläche bildete, zu dem Schlusse gekommen waren, daß die respiratorische Ausscheidung der Kohlensäure im wesentlichen durch die Spaltöffnungen erfolgt, und Mangin (21) nach Verschluß der Stomata durch Glyzeringelatine eine sehr starke Herabsetzung des assimilatorischen Gaswechsels beobachtet hatte, zeigte Stahl (32), daß die Stärkebildung so gut wie vollständig ausbleibt, wenn man Blätter verschiedener Pflanzen, die bloß an ihrer

Unterseite mit Spaltöffnungen versehen sind, an dieser mit Kakaowachs überzieht, während ein solcher Ueberzug auf der oberen Fläche kaum eine merkliche Wirkung auf die Stärkespeicherung ausübt. Daraus geht hervor, daß unter gewöhnlichen Bedingungen die Aufnahme der Kohlensäure sich fast vollständig durch die Spaltöffnungen vollzieht, nach deren Verschluß durch die cuticularisierte Oberfläche kein ausreichender Gaswechsel vermittelt werden kann. Zu dem gleichen Ergebnis gelangte Blackmann (5), der über diese Frage sehr eingehende und sorgfältige Untersuchungen angestellt hat, und dessen Arbeit auch eine kritische Zusammenstellung der älteren Literatur enthält, auf die hier verwiesen sei.

Blackmann erstreckte seine Untersuchungen sowohl auf die respiratorische CO_2-Abgabe, wie auf die assimilatorische CO_2-Aufnahme. Zur Untersuchung der ersteren leitete er über die obere und die untere Fläche von Blättern im Dunkeln je einen Strom CO_2-freier Luft. Die von diesen beiden Luftströmen mitgeführte CO_2 wurde in Barytwasser gesondert aufgefangen und durch Titration bestimmt. Es ergab sich, daß die nur an der unteren Fläche mit Spaltöffnungen versehenen Blätter fast ihre gesamte Kohlensäure durch diese letztere abgaben und im Mittel nur etwa 3 Proz. durch die obere spaltöffnungsfreie Epidermis. Bei den auf beiden Seiten mit Spaltöffnungen versehenen Blättern stand die CO_2-Abgabe in einem annähernden Verhältnis zu der Zahl der auf jeder Blattfläche befindlichen Spaltöffnungen. Die Versuche über die assimilatorische CO_2-Aufnahme führten zu ganz analogen Ergebnissen. Hier wurde an den beiden stark belichteten Blattflächen je ein Luftstrom von bestimmtem CO_2-Gehalt (höchstens 1 Proz.) vorbeigeleitet und der Verlust an Kohlensäure gemessen. An den von Spaltöffnungen freien Blattflächen konnte mit der verwendeten Methode überhaupt keine Aufnahme von CO_2 festgestellt werden, und wo beide Blattflächen mit Spaltöffnungen versehen waren, waren die Unterschiede in der Menge der aufgenommenen CO_2 von der gleichen Größenordnung wie die Unterschiede in der Zahl der Stomata. Wurden die letzteren mit Vaselin verstopft, so konnte bei genügend hohem CO_2-Druck eine Aufnahme von CO_2 erfolgen, die der Größe dieses Druckes proportional wuchs, aber auch bei den höchsten (für normale Pflanzen bereits schädlichen) Werten niemals die CO_2-Aufnahme des intakten Blattes bei dem gewöhnlichen CO_2-Gehalt der Luft erreichte. Und selbst bei diesen letzten Versuchen wurde die CO_2 zu überwiegendem Teile anscheinend durch die mit Vaselin verstopften Stomata aufgenommen. Denn wurde an solchen Blättern nach dem oben erwähnten Verfahren im Dunkeln die respiratorische CO_2-Abgabe untersucht, so ergab sich, daß durch die untere Fläche mit verstopften Spaltöffnungen zwar nur etwa $^1/_4$ der unter normalen Bedingungen abgegebenen CO_2 ausgeschieden wurde, aber doch noch immer 2—3mal so viel als durch die obere von Spaltöffnungen freie und nicht mit Vaselin bestrichene Fläche. Die Permeabilität der mit Spaltöffnungen versehenen Blattfläche war also selbst unter diesen Bedingungen noch etwa 3mal, unter normalen Verhältnissen mehr als 30mal so groß als jene der kontinuierlichen Epidermis, die daher unter gewöhnlichen Umständen für die CO_2-Abgabe nur eine sehr geringe, für die CO_2-Aufnahme so gut wie gar keine Bedeutung haben kann.

Die Resultate Blackmanns wurden von Brown und Escombe (7) vollkommen bestätigt. Auch diese fanden mit ähnlicher Methodik,

daß dort, wo nur eine Blattseite Spaltöffnungen trägt, der respiratorische und assimilatorische Gaswechsel auch nur durch diese erfolgt, und dort, wo beide Seiten Stomata tragen, ihre Beteiligung an dem Gaswechsel zu der Verteilung der Stomata in annäherndem Verhältnisse steht. Was für die Kohlensäure festgestellt wurde, muß in noch höherem Maße für den Sauerstoff gelten, für den, wie noch genauer erörtert werden soll, die Diffusionsbedingungen für den Durchtritt durch die Zellwand viel ungünstiger sind als für die Kohlensäure.

Mit der Feststellung dieser Tatsache ist aber noch keineswegs ihr Verständnis gewonnen, das besonders für die assimilatorische Aufnahme der CO_2 großen Schwierigkeiten begegnet, worauf schon Barthélemy (3) mit Recht hingewiesen hat. Ist es überhaupt denkbar, daß durch die feinen Spaltöffnungen, die doch nur einen kleinen Bruchteil der gesamten Blattoberfläche einnehmen, genügende Mengen von Kohlensäure eindringen, da diese doch in der Luft nur in der ungeheuren Verdünnung von etwa 3 : 10000 enthalten ist, und überdies infolge ihrer größeren Dichte langsamer diffundiert als die anderen atmosphärischen Gase, und da auch der bei der Transpiration durch die Spaltöffnungen austretende Strom von Wasserdampf ihrem Eindringen entgegenwirken muß? An der Hand eines besonderen Beispieles haben Brown und Escombe die ganze Schwierigkeit einer solchen Vorstellung veranschaulicht: Das nur an der Unterseite mit Spaltöffnungen versehenen Blatt von *Catalpa bignonioides* assimilierte bei normalem CO_2-Gehalte der Luft bei günstiger Belichtung 0,07 ccm CO_2 pro Quadratzentimeter und Stunde. Eine konzentrierte Natronlauge nahm aus der Luft von dem gleichen CO_2-Gehalte 0,120 ccm bei ruhiger und 0,177 ccm CO_2 pro Quadratzentimeter und Stunde bei bewegter Atmosphäre auf, also im Mittel etwa doppelt so viel als die Blattoberfläche von gleichem Umfange. Die sorgfältige Zählung und Messung der Spaltöffnungen ergab nun, daß diese nur etwa 0,9 Proz. der gesamten Blattoberfläche einnahmen; durch diesen Querschnitt müssen mithin, wenn der obige Assimilationswert erreicht werden soll, $\frac{100 \times 0{,}07}{0{,}9} = 0{,}7$ ccm CO_2 pro Quadratzentimeter und Stunde hindurchtreten, d. i. 43—64mal so viel, als die Lauge aus der freien Luft aufzunehmen vermag!

Brown und Escombe haben nun aber Tatsachen aufgedeckt, welche ein Verständnis dieser Erscheinungen anbahnen. Nach physikalischen Gesetzen muß die Diffusionsgeschwindigkeit einer Gassäule dem Querschnitte derselben proportional sein. Die Verfasser entdeckten nun die unerwartete und bedeutungsvolle Tatsache, daß dieses Gesetz nur dann gilt, wenn die Oeffnung, durch welche die Diffusion erfolgt, das ganze Lumen des Rohres einnimmt; es gilt aber nicht, wenn die Diffusion durch ein das Rohr abschließendes Diaphragma vor sich gehen muß, dessen Oeffnung kleiner ist als das Lumen des Rohres. Unter diesen Bedingungen ist die Diffusionsgeschwindigkeit nicht dem Querschnitt, sondern dem Durchmesser der Oeffnung proportional. Dieses auch auf mathematischem Wege ableitbare Gesetz konnte für das Eindiffundieren von CO_2 in NaOH, für das Ein- und Ausdiffundieren von Wasserdampf und auch für die Diffusion von Salzlösungen experimentell bewiesen werden. Da der lineare Durchmesser einer Oeffnung im Verhältnis zu dem Querschnitt oder der Fläche derselben um so größer

ist, je kleiner die Oeffnung ist, so muß die auf die Flächeneinheit der Oeffnung bezogene Diffusionsgeschwindigkeit um so größer werden, je kleiner die Oeffnung ist. Wenn nun ein Diaphragma von einer großen Zahl feinster Oeffnungen durchbrochen wird, so wird, wie sich auch experimentell direkt zeigen ließ, die Diffusionsgeschwindigkeit von Gasen ebenso wie von Flüssigkeiten durch das Vorhandensein des Diaphragmas so gut wie gar nicht beeinträchtigt, und die Diffusion erfolgt, auch wenn die Gesamtheit der Oeffnungen nur einen geringen Prozentsatz der Gesamtfläche des Diaphragmas darstellt, ebenso rasch, wie wenn dieses gar nicht vorhanden wäre. Indem die Natur die Blattepidermis in ein solches Diaphragma verwandelt hat, das von zahlreichen feinen Oeffnungen durchsetzt wird, die überdies infolge ihrer spaltförmigen Gestalt einen im Verhältnis zu ihrem Querschnitt sehr großen Durchmesser aufweisen (vgl. Fig. 1), hat sie mit wunderbarer Zweckmäßigkeit eine Einrichtung geschaffen, die, ohne den Durchtritt der Gase merklich zu beeinträchtigen, dem Blattinneren dennoch einen fast vollkommenen Schutz gewährt.

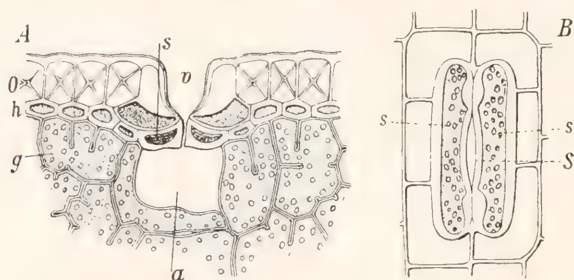


Fig. 1. *A* Durchschnitt durch die Oberhaut und die benachbarten Gewebe des Blattes von *Pinus Laricio* (nach Wiesner). *O* Oberhaut, *h* Hypoderm, *g* grünes Parenchym, *s* Schließzellen mit Chlorophyllkörnern, *a* Atemhöhle, *v* Vorhof der Spaltöffnung. *B* Oberflächenansicht der Spaltöffnung, *s* Schließzellen, *S* Spalte der Spaltöffnung. Vergr. 300.

Neuerdings hat Nicolas (23) eine Reihe von Versuchen über die Wirkung der Okklusion der Stomata auf den respiratorischen Gaswechsel von Blättern ausgeführt. Er beobachtete, daß unmittelbar nach dem Ueberziehen der unteren Blattflächen mit Vaselin (andere Stoffe, wie z. B. die Glyzeringelatine, die im warmen Zustande aufgetragen werden müssen und dann erst erstarren, würden nach ihm ungeeignet sein, weil sie eine Reizwirkung ausüben und dadurch sogar eine Steigerung des respiratorischen Gaswechsels herbeiführen) der respiratorische Quotient bedeutend absinkt; diese Erscheinung rührt wahrscheinlich davon her, daß die Kohlensäure unter diesen Bedingungen erst dann ausgeschieden wird, wenn der CO_2-Druck in den Zellen einen höheren Grad erreicht hat, denn sie ist nicht zu beobachten, wenn die mit Vaselin überzogenen Blätter vor ihrer Untersuchung zunächst einige Stunden im Dunkeln belassen werden. Beobachtet man diese Vorsichtsmaßregel, so läßt sich feststellen, daß nach Verlegung aller oder des größten Teiles der Stomata die Intensität der Atmung auf $^1/_3$—$^1/_{11}$ des normalen Wertes herabgesetzt und der respiratorische Quotient etwas gesteigert ist. Da, wie der Autor in besonderen Versuchsreihen nachgewiesen hatte, diese beiden Erscheinungen, die geringere Größe des Gaswechsels und der höhere respiratorische Quotient, charakteristische Merkmale der Atmung

der Stengel, Blattstiele und Wurzeln darstellen, so liegt es nahe, sie auch bei diesen auf die hier schon unter normalen Bedingungen schlechtere Durchlüftung zurückzuführen. Wenn der Autor aus seinen Versuchen aber außerdem die Schlußfolgerung zieht, daß auch unter gewöhnlichen Verhältnissen ein großer Teil des Gaswechsels der Blätter durch die ganze Cuticula erfolgt, so erscheint dies in keiner Weise begründet; denn er hat weder berücksichtigt, daß der Gasaustausch nach Verlegung der Stomata sich eben unter ganz abnormen Bedingungen vollzieht, noch auch auf die von Blackmann festgestellte fundamentale Tatsache geachtet, daß auch bei den mit Vaselin überzogenen Blättern der Gasaustausch noch immer zu weitaus größtem Teil durch die mit Vaselin verlegten Stomata hindurch erfolgt und nicht durch die kontinuierliche Epidermis. An den mit so großer Präzision und Exaktheit der Methodik gewonnenen Ergebnissen von Blackmann, Browne und Escombe dürften weitere Untersuchungen überhaupt schwerlich etwas ändern können.

Die gleiche Aufgabe für die Vermittlung des Gaswechsels wie den Spaltöffnungen der Epidermis dürfte jedenfalls auch den Lenticellen des Periderms zukommen, sowie den Pneumathoden der Atemwurzeln (s. unten).

Für den Gaswechsel in den Wurzeln und Stämmen muß wohl auch die kontinuierliche Aufnahme und Weiterleitung des Bodenwassers eine Bedeutung besitzen, ein Moment, dem bisher anscheinend keine Beachtung geschenkt wurde.

b) Submerse Pflanzen.

Der Gasaustausch zwischen den Pflanzenzellen und der inneren Atmosphäre kann, wie schon erwähnt, nur auf dem Wege durch die Zellwände erfolgen, und dieser Weg ist auch der einzige, auf dem das ganz abgeschlossene intercellulare Hohlraumsystem der völlig submers lebenden Pflanzen mit den im Wasser gelösten Gasen in Beziehung treten kann [1]).

Die Erscheinungen des Gasdurchtrittes durch die Zellwände sollen im folgenden Abschnitte gemeinsam abgehandelt werden; hier sei nur auf einige für den Gasaustausch der submersen Pflanzen bedeutungsvolle biologische Momente hingewiesen.

Den aus der Langsamkeit der Gasdiffusion im Wasser den submersen Pflanzen erwachsenden Nachteilen hat die Natur auf dreifachem Wege abzuhelfen gesucht: 1) durch eine größere Gasdurchgängigkeit der Epidermen, 2) durch eine Vergrößerung der dem Gasaustausch dienenden Oberfläche und 3) durch Entwicklung eines großen Luftraumsystems.

1) Da alle Körper die Fähigkeit besitzen, Gase an ihrer Oberfläche zu verdichten, hat Gernez (13) eine Reihe von Erscheinungen, die sich an mit Gasen übersättigten Flüssigkeiten beobachten lassen, durch die Annahme erklärt, daß die unter Wasser getauchten Körper mit einer unwahrnehmbar dünnen Luftschicht überzogen sind. Merget (zit. nach Devaux, 8) hat diese Vorstellung auf die submersen Pflanzen übertragen und dem Vorhandensein der Luftschicht eine große Bedeutung für die Erscheinungen des Gasaustausches zugeschrieben. Es ist jedoch zu bemerken, daß auch nach Gernez eine solche Luftschicht nur Körpern anhaftet, welche vorher mit der Luft in Berührung waren, und daß sie auch bei diesen nach längerem Aufenthalte im Wasser durch Lösung der Gase in dem letzteren verschwindet. Die Annahme einer die submersen Pflanzen umhüllenden „atmosphère superficielle“ ist also durchaus unbegründet, übrigens für das Verständnis des Gaswechsels auch in keiner Weise erforderlich.

Die größere Permeabilität wird vor allem durch die stärkere Imbibition mit Wasser bedingt, die der Aufenthaltsort naturgemäß mit sich bringt, und die, wie wir sehen werden, für die Gasdurchgängigkeit von entscheidendem Einfluß ist, dann aber auch durch besondere Struktureigenheiten, nämlich durch die Zartheit und die nur geringe Cuticularisierung der Wandungen; tatsächlich fand Mangin (21) die Durchgängigkeit mazerierter Epidermisflächen für Gase bei submersen Pflanzen 5—20mal so groß als bei Luftblättern.

Die Vergrößerung der Oberfläche wird, wie besonders Goebel (14) ausgeführt hat, auf verschiedenartige Weise erzielt: Oft sind die untergetauchten Blätter in feine Zipfel, zerteilt oder als dünne Platten, ausgebildet. In besonders auffälliger Weise ist dies z. B. nach Goebel (14, p. 307) bei *Bidens Beckii*, einer nordamerikanischen Composite, der Fall, bei der an ein und derselben Pflanze die Luftblätter, die sich an dem über den Wasserspiegel emporragenden Teil der Pflanze befinden, von den untergetauchten Blättern völlig verschieden gebaut sind; die ersteren sind ungeteilt, am Rande nur wenig eingeschnitten, die letzteren durch zahlreiche tiefgehende Einschnitte ganz fein zerteilt. Bei *Ouvirandra fenestralis*, einer Wasserpflanze von Madagaskar, schwindet beim fertigen Blatte das Gewebe zwischen den gitterförmig angeordneten Blattspreiten fast vollständig, so daß das ganze Blatt nur aus dem Gitter der von chlorophyllhaltigem Parenchym überzogenen Blattnerven besteht (Goebel, 14, p. 319). In den genannten Fällen kann es immerhin fraglich erscheinen, ob diese besonderen Struktureigenheiten wirklich im Dienste des Gasaustausches geschaffen sind; von besonderem Interesse ist daher eine von Schimper (31) mitgeteilte Beobachtung von Noll, nach welcher dieser Forscher eine *Caulerpa* durch Halten in ungewechseltem Aquariumwasser zu einer eigenartig modifizierten Form umzüchten konnte, bei welcher die normalerweise zungenförmigen und ganzrandigen Blätter sich in zahlreiche dünne Zipfel aufgelöst hatten, die eine beträchtliche Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche bewirkten (Fig. 2).



Fig. 2. *Caulerpa prolifera* im Aquarium, mit Auswüchsen versehen. Nat. Gr. (nach Schimper, 31).

Andere derartige Vergrößerungen der Oberfläche bestehen direkt in büschelförmigen, mitunter mit Haaren besetzten Auswüchsen, die mit den Atmungsorganen der Wassertiere eine gewisse Aehnlichkeit aufweisen und von Goebel geradezu als „Kiemenorgane“ bezeichnet wurden, ein Ausdruck, der vom Gesichtspunkte der allgemeinen Physiologie des Gaswechsels auch dann nicht unberechtigt erscheint, wenn es sich um Bildungen handelt, die, wie Goebel selbst zugibt, in erster Linie der assimilatorischen Tätigkeit zugute kommen. Solche „Kiemenorgane“ hat Goebel bei *Euryale* und *Victoria* (14, p. 268) und bei gewissen Podostomaceen (14, p. 348) beschrieben.

Bei vielen Wasserpflanzen haben die intercellularen Lufträume eine außergewöhnliche Entwicklung erfahren. Nach Unger (33)

nehmen diese bei der Wasserpflanze *Pistia texensis* 71,3 Proz. des Gesamtvolumens ein, bei *Begonia hydrocotilifolia*, um das Extrem zu erwähnen, nur 3,5 Proz. Die Stengel mancher Sumpf- und Wasserpflanzen sind von einem besonderen, aus schwammigen Hohlräumen zusammengesetzten Gewebe umgeben, das SCHENCK (30) als „Aerenchym" bezeichnet hat, und dessen Funktion im wesentlichen in einer Erleichterung des Gasaustausches bestehen dürfte (Fig. 3). Diese gewaltigen Hohlräume werden, wie HABERLANDT (17) mit Recht betont, auch als Sauerstoffreservoire wirken, indem sie den bei der assimilatorischen Tätigkeit gebildeten Sauerstoff, der nicht so rasch herausdiffundieren kann, aufspeichern und die Pflanzen so von dem schwankenden O_2-Gehalt der Umgebung unabhängig machen; tatsächlich hat eine über Veranlassung von SCHENCK (30) ausgeführte Analyse der aus dem Aerenchym von *Lythrum salicaria* ausgepreßten Luft einen O_2-Gehalt von ca. 30 Proz. ergeben.

Bei den durch spaltöffnungtragende Blätter oder — wie dies besonders bei manchen in O_2-armem Schlammboden lebenden Pflanzen der Fall ist — auch durch eigene Atemwurzeln mit der Luft in Berührung stehenden Pflanzen erfolgt der Gasaustausch jedenfalls zum großen Teile durch die Pneumathoden dieser Organe, die eine direkte Kommunikation ihres Durchlüftungssystems mit der äußeren Atmosphäre darstellen. Bei den Luftwurzeln von *Sonneratia acida* will WESTERMAIER (36) sogar einen besonderen, durch den Wechsel von Ebbe und Flut bedingten „Atmungsmechanismus" aufgefunden haben.

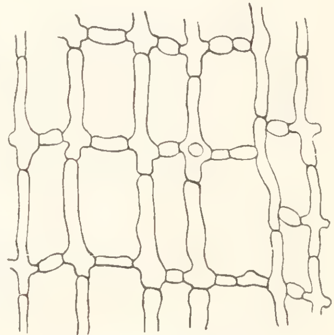


Fig. 3. *Caperonia heteropetaloides* MÜLLER ARG. Aerenchym des Stammes, quer. Vergr. 96 (*nach* H. SCHENCK, aus SCHIMPER, 31).

Aber auch dort, wo solche direkte Verbindungen mit der äußeren Atmosphäre fehlen, genügt, wie weiter unten gezeigt werden soll, das bloße Emportauchen eines Teiles der submersen Pflanzen über die Wasseroberfläche, damit ein beträchtlicher Teil des assimilatorischen und respiratorischen Gaswechsels (vor allem O_2-Abgabe und O_2-Aufnahme) sich in der Luft statt im Wasser abspielt. Neben der Vergrößerung der Blattoberflächen stellt daher auch die Ausbildung von Luftblättern ein wichtiges Hilfsmittel zur Erleichterung des Gaswechsels submerser Pflanzen dar (ANGELSTEIN, 1).

2. Der Durchtritt der Gase durch die Zellwände.

Für das Verständnis des Gasaustausches der Pflanzenzellen (und der Zellen überhaupt) ist die Kenntnis der Gesetze, welche den Durchtritt der Gase durch die Zellwände beherrschen, von großer Wichtigkeit. Eine größere Zahl von Forschern hat sich daher um dieses Problem bemüht, ohne daß es jedoch bisher gelungen wäre, hierüber völlige Klarheit zu schaffen, zumal die diesbezüglich angestellten Untersuchungen zum Teil unter der mangelnden Präzision der zugrunde gelegten physikalischen Vorstellungen zu leiden haben.

Ein Durchtritt von Gasen durch permeable Körper kann auf verschiedene Weise erfolgen: 1) Durch einfache Massenströmung, bei Vorhandensein eines mechanischen Druckgefälles und Bestehen von Oeffnungen, welche einen freien Durchgang der Gase zulassen. Hierbei strömt das vorhandene Gasgemisch als Ganzes von Orten höheren zu solchen niederen Druckes (z. B. die Luft durch die Bohrung des geöffneten Hahnes in das Vakuum einer Luftpumpe). 2) Durch freie Gasdiffusion, wenn nicht der Gesamtdruck der Gase, sondern bloß der Partiardruck eines oder mehrerer Gase ein Gefälle aufweist, und gleichfalls wieder Oeffnungen bestehen, welche den freien Durchtritt der Gase gestatten (z. B. wenn ein mit Sauerstoff und ein mit Stickstoff gefüllter Raum, die beide unter gewöhnlichem Atmosphärendruck stehen, durch eine Oeffnung oder ein poröses Diaphragma miteinander in Kommunikation gesetzt werden). Nach dem von Graham (15) aufgestellten Gesetz verhalten sich, wenn die Diffusion durch feine Poren erfolgt, die Diffusionsgeschwindigkeiten umgekehrt wie die Quadratwurzeln der Dichten oder der Molekulargewichte (es muß also z. B. N_2 rascher diffundieren als O_2, und dieser rascher als CO_2). Beide Arten von Strömungen werden kombiniert sein, wenn gleichzeitig mit dem Partiardruckgefälle auch ein Unterschied in dem Gesamtdruck der Gase besteht. (Selbstverständlich ist mit dem Vorhandensein des letzteren stets auch ein Partiardruckgefälle verbunden, doch kann die langsame Diffusion gegenüber der schnellen Massenbewegung nur dann mit in Betracht kommen, wenn diese infolge der Kleinheit der Oeffnungen stark verzögert ist.) 3) Durch Diffusion in gelöstem Zustande (Dialyse, Diosmose, z. B. beim Durchtritt von Gasen durch Flüssigkeiten, Kautschuk etc.). Hier ist die Diffusionsgeschwindigkeit außer von dem Molekulargewicht auch von der Löslichkeit der Gase in dem betreffenden Körper oder dem Absorptionsvermögen des letzteren für die Gase abhängig, indem bei gleicher Dichte das stärker absorbierte Gas rascher diffundiert (Graham, 16). Für den Durchgang von Gasen durch Wasser gilt hierbei das von Exner (11) aufgestellte Gesetz, daß die Diffusionsgeschwindigkeiten den Absorptionskoeffizienten direkt, und den Quadratwurzeln aus den Dichten oder Molekulargewichten umgekehrt proportional sind[1]). (Hierbei diffundiert daher die CO_2 um das Vielfache rascher als der O_2 und dieser rascher als der N_2; vgl. auch Einleitung, p. 2.) Für die Diffusion im gelösten Zustande ist lediglich der Partiardruck eines jeden Gases maßgebend, und es ist völlig gleichgültig, ob das Gefälle desselben durch einseitige Aenderung in der Zusammensetzung des Gasgemisches oder durch eine Differenz des Gesamtdruckes erzeugt wurde, sofern durch die letztere nicht etwa ein Freiwerden der Gase inner-

---

1) Es wäre, besonders im Hinblick auf die tierischen Zellen, von großem Interesse, die Gesetze der Gaswanderung durch kolloide Substanzen näher zu erforschen. Doch ist dies nach Graham (s. u.) bisher nur unzureichend geschehen. Die Diffusion von Gasen durch wasserhaltige Gelatine ist von Hagenbach (18) genauer untersucht worden. Er fand das Absorptionsvermögen der Gelatine für Gase kaum merklich verschieden, die Diffusionskoeffizienten dagegen sämtlich kleiner als beim Wasser, ausgenommen für Sauerstoff, dessen viel größere Diffusionsgeschwindigkeit durch Gelatine aber vielleicht nur durch Oxydation der letzteren vorgetäuscht war. Das Exnersche Gesetz erwies sich nur annäherungsweise als gültig; die Abweichungen waren beträchtlich.

Daß die Oele, deren Wirkung als Absperrungsmittel gegen Gase noch immer stark überschätzt wird, Gase diffundieren lassen, ist schon vor langer Zeit von Vogel und Reischauer (35) festgestellt worden. Die Diffusion von Gasen durch Leinöllamellen ist von Pranghe (28) untersucht worden. Er fand das Exnersche Gesetz nicht gültig. Die relative Diffusionsgeschwindigkeit von Sauerstoff gegen Luft war nach den von ihm mitgeteilten Werten bei den Leinöllamellen ebenso groß wie bei Seifenlamellen. Daß das Absorptionsvermögen der Oele und Fette überhaupt für Sauerstoff und Stickstoff sogar um das Mehrfache größer ist als das des Wassers, ist schon von A. Exner (10) beobachtet und neuerdings im Hinblick auf die Caissonkrankheit von Vernon (34) genauer untersucht worden. Die biologische Bedeutung dieser Tatsachen liegt auf der Hand.

halb der Lösung und damit eine Massenströmung veranlaßt wird. (Es ist also z. B. gleichgültig für den Durchgang von Sauerstoff durch eine Wasserlamelle, ob ein Gefälle von 21 Proz. des Atmosphärendruckes dadurch herbeigeführt wurde, daß der Luftdruck auf der einen Seite um eine Atmosphäre höher ist als auf der anderen. oder dadurch, daß sich auf der einen Seite Luft und auf der anderen reiner Stickstoff bei gewöhnlichem Druck befindet.) Enthält ein Gase absorbierender Körper gleichzeitig Oeffnungen, welche einen freien Durchgang der Gase gestatten (z. B. eine zum Teil mit Wasser getränkte Tonzelle), so können freie Diffusion und Diosmose (eventuell auch alle drei Arten von Gasströmungen) miteinander kombiniert sein, und die Diffusionsgeschwindigkeit der einzelnen Gase wird davon abhängen, welche Art der Gaswanderung überwiegt. Bei jeder Form von Gasströmung ist die Geschwindigkeit der Größe des Druckgefälles proportional.

Der erste, der messende Versuche über die Geschwindigkeit der Gasdiffusion durch Zellhäute anstellte, war BARTHÉLEMY (2). Die Grundlage seiner Untersuchungen bildeten die Experimente, die nicht lange zuvor GRAHAM (16) über den Durchtritt von Gasen durch Kautschuklamellen angestellt hatte. Dieser hatte gefunden, daß die zum Durchtritt gleicher Gasvolumina durch solche Lamellen erforderliche Zeit für CO_2 am geringsten, für N_2 am größten ist. Setzt man diese Zeit für $CO_2 = 1$, dann beträgt sie für O_2: 5,316, für N_2: 13,585. BARTHÉLEMY untersuchte den Durchtritt von Luft durch die Cuticula verschiedener Blätter, indem er diese als Abschluß des Vakuums eines Barometerrohres verwendete, und fand, daß das in das Vakuum eindringende Gasgemisch einen größeren O_2-Gehalt zeigte als die Luft, der O_2 mithin entsprechend den Beobachtungen GRAHAMS rascher eindiffundierte als der N_2. BARTHÉLEMY bestimmte hierauf die Diffusionsgeschwindigkeiten direkt, indem er die Zeit maß, die beim Eindringen verschiedener Gase durch die pflanzliche Cuticula erforderlich war, um ein Absinken des Quecksilbers im Barometerrohr um den gleichen Betrag herbeizuführen, und fand sie für $CO_2 = 1$ gesetzt, für $O_2 = 9$, für $N_2 = 15$. Er wiederholte die Versuche später (3) mit größerer Genauigkeit an von Spaltöffnungen und Rissen freien Lamellen gespaltener Begoniaceenblätter und fand auch hier die Diffusionsgeschwindigkeit des O_2 6—7mal, die der CO_2 14—15mal so groß als die des N_2. Ganz ähnliche Werte fand später MANGIN (21) an der mit Glyzeringelatine überzogenen Cuticula von Blättern, welche in bakterienhaltigem Wasser mazeriert und durch Waschen mit Benzin und Alkohol von der Wachssubstanz befreit worden waren (Zeit zum Druchtritt gleicher Gasvolumina: $CO_2 = 1$, $O_2 = 5{,}5$, $N_2 = 11{,}5$). (Die Wachssubstanz setzt nach MANGIN dem Durchtritt der Gase ein besonders großes Hindernis entgegen, und so dürfte die schon erwähnte, von MANGIN beobachtete größere Permeabilität der Epidermis submerser Pflanzen wohl in erster Linie auf eine schwächere Cuticularisierung und Wachsimprägnierung derselben zurückzuführen sein.) Die Annäherung der von BARTHÉLEMY und von MANGIN gefundenen Durchgangsgeschwindigkeiten an die Werte von GRAHAM ist in der Tat bemerkenswert.

Fast gleichzeitig mit den Untersuchungen von BARTHÉLEMY erschienen solche von N. I. C. MÜLLER (22). Dieser benützte die von Spaltöffnungen freie Oberseite der Blattepidermis von *Haemanthus puniceus*. Bei Verwendung der feuchten Blatteile sah er N_2 und O_2 etwa 5mal, CO_2 etwa 7mal so rasch durch die Epidermis in das Vakuum eindringen als H_2, ein Beweis, daß es sich um eine Diffusion

der Gase in gelöstem Zustande handeln mußte, bei welcher das am stärksten absorbierte Gas am raschesten eindringt. Wurde aber die zwischen den Epidermislamellen befindliche Flüssigkeitsschicht durch mäßiges Trocknen bei 20—30° oder gar durch völliges Austrocknen im Exsikkator bei 40° beseitigt, so diffundierte Wasserstoff viel rascher als die übrigen Gase, ein Zeichen, daß es sich hier um eine Diffusion in freiem gasförmigem Zustande durch feine Poren handelte, bei welcher das spezifisch leichteste Gas am raschesten eindringt. Aus diesen und einigen anderen (methodisch wenig Vertrauen erweckenden) Versuchen, bei welchen die Zusammensetzung des durch die Epidermis in das Vakuum eingedrungenen Gasgemisches untersucht wurde, glaubte Müller den Schluß ziehen zu dürfen, daß es sich bei dem Gasdurchtritt durch die Zellwand selbst um eine freie Gasdiffusion durch poröse Wandungen handle, entweder ausschließlich, oder höchstens kombiniert mit einer Diffusion im gelösten Zustande.

Diese für den Tierphysiologen sicher höchst befremdliche Vorstellung, daß die Gase durch eine kontinuierliche Zellmembran in ungelöstem Zustande hindurchtreten sollen, wurde auch von Wiesner (37) in seiner ersten Untersuchung übernommen. Er fand, daß lenticellenfreies Periderm selbst in ganz dünnen Plättchen und bei beträchtlichem Gasdruck für Gase vollkommen undurchgängig ist, dagegen Parenchym und Holz Gase hindurchtreten lassen, und zwar um so rascher, je trockener sie sind. Der Gasdurchtritt sollte hierbei außer durch die intercellularen Kapillaren auch durch die Zellwände selbst erfolgen, und zwar teils in absorbiertem, teils in freiem Zustande (durch molekulare Poren). Der erstere Vorgang würde sich um so mehr geltend machen, je wasserreicher, der zweite, je wasserärmer das untersuchte Gewebe sei. In einer späteren Arbeit wurde diese Anschauung jedoch widerrufen. Die Beurteilung der Resultate dieser zweiten gemeinsam mit Molisch ausgeführten eingehenden Untersuchung (38) wird durch die Unklarheit der physikalischen Grundlagen sehr erschwert. Die Verfasser unterschieden zwischen einer „Druckfiltration“, bei welcher die Durchgängigkeit für Gase bei einseitiger Erhöhung bzw. Erniedrigung des Luftdruckes untersucht wurde, und einer „Diffusion“, bei welcher zu beiden Seiten der zu untersuchenden Zellhaut sich verschiedene Gase unter gewöhnlichem Drucke befanden. Sie kamen nun zu dem Ergebnis, daß dort, wo die verwendeten pflanzlichen Membranen wirklich vollkommen frei von Spaltöffnungen oder künstlichen Rissen sind, eine „Druckfiltration“ nirgends erfolgt. Periderme, Fruchthäute, Samenhäute, Stücke des Thallus von Algen, Endospermgewebe, Markplättchen konnten in getrocknetem Zustande einen Druck von $^1/_2$—1, in manchen Versuchen sogar von mehreren Atmosphären tagelang ertragen, ohne daß ein Durchgang von Gasen feststellbar war. Bei Untersuchung der „Diffusion“ ergab sich, daß in getrocknetem Zustande nur das Periderm einen geringen Durchtritt von Gasen gestattet, daß dagegen alle übrigen oben erwähnten Zellhäute eine Diffusion nur im imbibierten Zustande zulassen. Ueber die Geschwindigkeit der Diffusion wurden quantitative Untersuchungen nicht mit ausreichender Genauigkeit angestellt, doch schien sich nach Angabe der Verfasser zu ergeben, daß bei den im imbibierten Zustande diffusiblen Zellwänden die Diffusion dem von Exner für den Durchgang von Gasen durch Wasserlamellen aufgestellten Gesetz entsprach.

Aus den zu Eingang dieses Abschnittes vorausgeschickten physikalischen Vorbemerkungen ist wohl zur Genüge ersichtlich, daß eine Unterscheidung von „Druckfiltration“ und „Diffusion“ im Sinne von Wiesner und Molisch physikalisch vollkommen unhaltbar ist (worauf auch Pfeffer, 27, p. 166 bereits hingewiesen hat). Denn dort, wo überhaupt eine Permeabilität besteht, muß eine Diffusion jedesmal eintreten, wenn ein Partiardruckgefälle vorhanden ist, gleichviel auf welche Weise ein solches herbeigeführt wurde. Das merkwürdige Ergebnis, daß die Verfasser mit einer im Prinzip völlig gleichen Versuchsanordnung einmal eine völlige Undurchgängigkeit und das zweite Mal eine Diffusibilität feststellten, erklärt sich wohl der Hauptsache nach einfach dadurch, daß sie in den Versuchen über „Druckfiltration“ nur getrocknete Pflanzenhäute verwendeten, die, wie die Verfasser ja selbst fanden, auch keine „Diffusion“ von Gasen gestatten; hätten sie ihre Versuche über Druckfiltration mit feuchten Membranen angestellt, so hätten sie zweifellos eine Durchgängigkeit beobachten müssen. Wieso allerdings das Periderm bei den Filtrationsversuchen sich undurchgängig zeigte, bei den Diffusionsversuchen dagegen auch in getrocknetem Zustande eine, wenn auch nur geringe Durchgängigkeit aufwies, ist nicht recht verständlich; vielleicht liegt die Erklärung darin, daß zu den letzteren Versuchen nicht Luft, sondern CO_2 und H_2 verwendet wurden, von denen die erstere wegen ihrer großen Löslichkeit, der zweite wegen seiner geringen Dichte eine viel größere Diffusionsgeschwindigkeit besitzt.

Das eine geht jedenfalls aus den Untersuchungen von Wiesner und Molisch mit Sicherheit hervor, daß fast alle pflanzlichen Membranen im getrockneten Zustande für Gase impermeabel sind. Diese eine Feststellung genügt aber bereits, um zu beweisen, daß die Diffusion durch die intakten Zellhäute im gelösten Zustande (durch Diosmose oder Dialyse) erfolgt und nicht in freiem Zustande durch molekulare Interstitien. Die Zellmembran verhält sich nicht wie eine Gypsplatte, deren Permeabilität bei Befeuchtung abnimmt, sondern wie Gelatine, deren Durchgängigkeit mit dem Wassergehalt ansteigt. Zu diesem Ergebnis war übrigens bereits früher Lietzmann (20) für durch Kochen mit konzentrierter Jodlösung ihrer Primordialschläuche beraubte Zellhäute von Peperoniablättern gelangt.

Wenn Lietzmann das gleiche Verhalten für Pfropfen aus Nadelhölzern aus dem Umstande ableiten wollte, daß diese im imbibierten Zustande größere Gasmengen in komprimierter Luft aufzunehmen bzw. nachher wieder abzugeben vermögen, als im trockenen Zustande, so erscheint eine solche Schlußfolgerung allerdings völlig unberechtigt; eher scheint sie sich aus der Beobachtung von Boehm (6) zu ergeben, daß die aus Kork und Holz in ein Vakuum entweichende Luft zuerst einen größeren O_2-Gehalt aufweist als die Atmosphäre, während die Zusammensetzung der gesamten abgegebenen Luft annähernd die gleiche ist wie die der letzteren; der spezifisch schwerere, aber in stärkerem Maße absorbierte Sauerstoff diffundiert also rascher durch die Zellwände als der Stickstoff, was auf eine Diffusion im gelösten Zustande hinweist. Die entgegengesetzten Resultate, bei welchen die Durchgängigkeit von Zellmembranen im trockenen Zustande größer gefunden wurde als im imbibierten (Müller, Wiesner), wird man wohl mit Wiesner und Molisch auf das Vorhandensein von Oeffnungen (Rissen, intercellularen Hohlräumen etc.) zurückführen dürfen, die natürlich um so weniger wegsam sein werden, je mehr ihre Lumina durch Wasser verstopft und durch Quellung der Zellwände verengert sind.

Die Undurchgängigkeit getrockneter Zellmembranen für trockene Gase ist speziell für Samenhäute neuerdings wieder von Becquerel (4) bestätigt worden, der darauf hingewiesen hat, daß hierdurch die Beweiskraft der Versuche, bei welchen aus dem mangelnden Nachweis einer CO_2-Produktion auf ein latentes Leben ge-

trockneter und in völlig trockenen Räumen gehaltener Pflanzensamen geschlossen wurde, wesentlich beeinträchtigt wird, da die etwa im Inneren der Samen gebildeten Gase gar nicht nach außen gelangen können.

Die Tatsache, daß die kontinuierliche Oberfläche der Pflanzen nur im imbibierten Zustande für Gase durchgängig ist, läßt einerseits die große Bedeutung erkennen, die, wie schon früher erwähnt, der starken Imbibition mit Wasser für den Gasaustausch der submersen Pflanzen zukommen muß, und erklärt andererseits, wie Stahl (32) betont hat, auch die hochgradige Abhängigkeit der gleichfalls auf den Gaswechsel durch die Zellhaut angewiesenen Landthallophyten von einem hohen Feuchtigkeitsgehalte der Luft, von dem die mit Spaltöffnungen ausgestatteten Pflanzen sich in weitgehendem Maße emanzipiert haben.

Der Umstand, daß der Gasaustausch der submersen Pflanzen sich zur Gänze durch die Zellmembran hindurch vollziehen muß, läßt diese als ein besonders geeignetes Objekt für Untersuchungen über die Gesetze der Gasdiffusion erscheinen. Auf Grund dieser Erwägung hat Devaux (8) seine Untersuchungen an Wasserpflanzen angestellt, und zwar zum Unterschied von allen anderen Autoren nicht an isolierten Pflanzenteilen, sondern an ganzen Pflanzen. Der Stiel der Pflanze wurde durch das Rohr eines Glastrichters gesteckt, der dann zum Teil mit 30^0 Gelatine ausgegossen wurde, die rings um die Pflanze einen dichten Verschluß bildete. Das den Pflanzenstiel enthaltende Trichterrohr wurde mit einer Quecksilberluftpumpe verbunden. Wurde diese evakuiert, so traten die Gase entweder aus der Luft oder, wenn der Trichter unter Wasser getaucht wurde, aus dem Wasser in die Pflanze ein, um nach Durchwanderung derselben beim Stiel in das Vakuum der Pumpe einzudringen, aus welchem sie gesammelt und analysiert werden konnten. Dieses Verfahren hatte den Vorteil, daß man es mit unbeschädigten Pflanzen zu tun hatte, aber den Nachteil einer größeren Komplikation der Versuchsbedingungen, da die Zusammensetzung der durchtretenden Gase durch den Gaswechsel der Pflanze und andere Momente beeinflußt werden konnte.

Würden die Zellwände sich wie Wasserlamellen verhalten, dann müßten die durch die Pflanze aus Luft oder luftgesättigtem Wasser in das Vakuum eindiffundierenden Gase auf Grund des Exnerschen Gesetzes nach Devaux 32,4 Proz. O_2 und 67,6 Proz. N_2 enthalten. Durch das Eingreifen des respiratorischen Gaswechsels (die Versuche wurden in ziemlich dunklem Raume angestellt) ergab sich für den O_2 ein zu kleiner, für die CO_2 ein zu großer Wert. Der N_2-Gehalt der diffundierten Luft hingegen schwankte in einer größeren Zahl von Versuchen zwischen 67,12 und 70,94 Proz. und betrug im Mittel 69,17 Proz., was wohl als eine befriedigende Uebereinstimmung mit der eingangs erwähnten Voraussetzung betrachtet werden kann, zumal wenn man mit Devaux erwägt, daß, da der respiratorische Quotient kleiner als 1 ist, durch die Atmung dem durchtretenden Gasgemisch mehr O_2 entzogen, als CO_2 zugefügt wird, wodurch sich der prozentische Anteil an N_2 vergrößert. Ob die Diffusion aus Luft oder aus Wasser erfolgte, war gleichgültig, sofern der Gasdruck in beiden Fällen der gleiche war. Für die Diffusion von (in Wasser gelöster) CO_2 blieb der gefundene Diffusionswert hinter dem berechneten allerdings weit zurück, was Devaux durch die Anhäufung von CO_2 im Pflanzen-

inneren und die dadurch bedingte Verminderung des Druckgefälles erklären will.

Fassen wir die Resultate der über den Durchgang von Gasen durch die pflanzlichen Membranen vorliegenden Untersuchungen zusammen, so ergibt sich, daß die Permeabilität in erster Linie von dem Wassergehalt abhängt und beim Absinken desselben unter eine gewisse Grenze vollständig erlischt. Der Durchgang der Gase erfolgt demgemäß nur in gelöstem Zustande. Die Diffusionsgeschwindigkeiten dürften bei stark imbibierten Membranen annähernd dem Exnerschen Gesetze entsprechen, während sie bei geringerem Wassergehalt eine größere Annäherung an die von Graham für den Durchgang der Gase durch Kautschuk beobachteten Werte zu zeigen scheinen.

3. Die innere Atmosphäre der Pflanzen.

Die im Inneren der Pflanze enthaltene Luft, die „innere Atmosphäre", muß naturgemäß die Tendenz zeigen, die den Gaspartiardrucken der Umgebung entsprechende Zusammensetzung anzunehmen. Ein vollkommener Ausgleich der Gasspannungen wird im allgemeinen nicht erreicht werden, weil durch die respiratorische und die assimilatorische Tätigkeit eine immerwährende Störung des Gleichgewichtes bewirkt wird. Je nach der Intensität dieser beiden entgegengesetzt wirkenden Vorgänge wird daher die Zusammensetzung des im Inneren der Pflanze enthaltenen Gasgemisches eine sehr wechselnde sein, was auch aus den hierüber vorliegenden Angaben hervorgeht. Aus diesem Grunde erscheint es zwecklos, positive Daten anzuführen, um so mehr als sie meist auf durchaus unzuverlässigem Wege gewonnen wurden. Peyrou (25) hat die ältere Literatur zusammengestellt und selbst eine große Zahl von Versuchen in dieser Richtung ausgeführt, indem er in ausgekochtes Wasser getauchte Pflanzenteile mit der Hg-Luftpumpe evakuierte. Es ist klar, daß bei diesem Verfahren nicht bloß die in der Pflanze im freien Zustande enthaltenen, sondern auch die in den Säften gelösten Gase gewonnen werden, und überdies die Zusammensetzung der Gase während des Auspumpens, besonders bei hoher Temperatur, durch die in den Geweben sich abspielenden Prozesse bedeutende Aenderungen erfahren muß. Die auf diese Weise gewonnenen Ergebnisse sind daher, wie Devaux (8) mit Recht betont, so gut wie vollkommen wertlos.

Eine besondere Betrachtung erfordert die innere Atmosphäre der submersen Pflanzen. Wir können sie mit Devaux (8, p. 99ff.) mit einer fein verzweigten Luftblase vergleichen, die von einer für Gase durchgängigen, aber starren Wandung umgeben ist. Aus der Starrheit der Wandung, die in dem Erhaltenbleiben der Lumina im Vakuum zum Ausdruck kommt, ergibt sich die wichtige Schlußfolgerung, daß die in den submersen Pflanzen enthaltenen Gase dem Einfluß des Wasserdruckes entzogen sind, und die auftretenden Diffusionsströmungen im wesentlichen bloß durch die Spannungsdifferenzen zwischen den in der Pflanze enthaltenen und den im Wasser gelösten Gasen bestimmt sein werden. In der Einleitung (vgl. p. 17) wurde dargelegt, daß nur unter Voraussetzung starrer Wandungen das Erhaltenbleiben einer von permeabler Hülle umgebenen Gasmasse unter Wasser ohne Eingreifen besonderer Kräfte

erklärbar ist. Die absolute Größe des in der Pflanze herrschenden Gasdruckes wird also außer von dem Gaswechsel im Inneren nur von dem Gasdruck des umgebenden Wassers abhängen; ist ein völliger Ausgleich zwischen dem Gasdruck in der Pflanze und dem Gasdruck des umgebenden Wassers einerseits, und zwischen dem letzteren und der Atmosphäre andererseits vorhanden, dann ist der Druck in der Pflanze (in beliebiger Tiefe) offenbar gleich dem der Atmosphäre und mithin um die Höhe des Wasserdrucks geringer als der der Umgebung. Dieser negative Druck muß unter sonst gleichen Bedingungen um so stärker werden, je weniger das umgebende Wasser mit Luft gesättigt ist. Umgekehrt kann eine starke Gasproduktion im Inneren der Pflanze oder ein starkes Eindiffundieren von Gasen aus übersättigtem Wasser einen positiven Druck erzeugen, der unter Umständen eine Ausscheidung von Gasbläschen veranlassen kann.

Diese letztere Tatsache hat Devaux (8, p. 111 ff.) benutzt, um mittels eines etwas seltsamen Verfahrens Aufschluß über die Zusammensetzung und die Druckverhältnisse der inneren Atmosphäre zu gewinnen. Er brachte Wasserpflanzen in Wasser, das (durch vorangegangene Einwirkung eines Ueberdruckes oder durch nachträgliche Erwärmung) mit Luft stark übersättigt worden war, und sammelte und analysierte sowohl die spontan aus dem Wasser an den Wänden des Gefäßes sich abscheidenden wie die aus einem durchschnittenen Zweig der Pflanze austretenden Gasbläschen, um so die Zusammensetzung der äußeren und der inneren Atmosphäre zu vergleichen. Allein abgesehen davon, daß (wegen des raschen Ausgleichs abweichender Gasspannungen in so kleinen Bläschen) dieses Verfahren seiner äußeren Methodik nach nicht als zulässig betrachtet werden kann, wird hierbei die Pflanze auch unter ganz besondere Bedingungen versetzt, da die Uebersättigung des Wassers einerseits und die Eröffnung des intercellularen Hohlraumsystems andererseits zu einer abnorm starken Durchlüftung der Pflanze führen muß. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn unter diesen Bedingungen die Zusammensetzung der inneren Atmosphäre von jener der aus dem Wasser sich abscheidenden Gasbläschen nicht sehr verschieden gefunden wurde, und eine Uebertragung dieser Beobachtung auf die normalen Verhältnisse erscheint durchaus nicht berechtigt. Das gleiche gilt auch für die auf Grund dieser Versuche durchgeführten (für die CO_2 übrigens irrigen) Berechnungen der Partiardrucke innerhalb und außerhalb der Pflanze. Selbstverständlich müssen die submersen Pflanzen ebenso wie die Landpflanzen die Tendenz zeigen, die im Inneren herrschenden Gasdrucke mit jenen der Umgebung auszugleichen; sicher müssen aber auch bei ihnen je nach dem Umfange der respiratorischen oder assimilatorischen Tätigkeit mehr oder minder große Differenzen in der Zusammensetzung und in den Partiardrucken der inneren Atmosphäre bestehen, ohne welche ja ein Gaswechsel in den verschiedenen Richtungen gar nicht erfolgen könnte.

In welcher Hinsicht vielleicht ein Unterschied in dem Verhalten der inneren Atmosphären der Wasserpflanzen und der Landpflanzen zu erwarten ist, geht am besten aus den interessanten und auch methodisch sehr viel glücklicheren Untersuchungen hervor, die Devaux (9) in einer zweiten Arbeit der „Aeration massiver Pflanzengewebe“ gewidmet hat. Die Methodik, deren er sich hier zur Untersuchung der inneren Atmosphäre bediente, bestand darin, daß er entweder in das zu untersuchende Organ (Kartoffel, Rüben, Früchte etc.) ein Loch bohrte und in dieses luftdicht ein am anderen Ende verschließbares Rohr einfügte, durch welches nach eingetretenem

Ausgleich der Gasspannungen die Luftproben zur Analyse entnommen werden konnten, oder daß er das unverletzte Organ in einem Trichter festkittete, so daß ein mehr oder minder großer Teil der Oberfläche an den abgeschlossenen Abschnitt des Trichters angrenzte, durch dessen Rohr wiederum die Entnahme der Luftproben erfolgte. Wie zu erwarten, zeigte die innere Atmosphäre der massiven Gewebe eine wechselnde Zusammensetzung und unterschied sich von der äußeren durch einen je nach der Gasdurchgängigkeit des Gewebes größeren oder geringeren Mehrgehalt an Kohlensäure und Mindergehalt an Sauerstoff. Von besonderem Interesse aber ist die Untersuchung des Partiardrucks der einzelnen Gase, sowie des Gesamtdrucks im Inneren der Pflanze und die Feststellung des Einflusses, den der Wassergehalt auf diese Druckverhältnisse ausübt.

Würde die Diffusionsgeschwindigkeit der CO_2 und des O_2 im massiven Pflanzengewebe die gleiche sein, dann würde die Differenz der CO_2-Spannungen in der äußeren und der inneren Atmosphäre sich zu der entsprechenden Differenz der O_2-Spannungen offenbar ebenso verhalten müssen, wie die Menge der ausgeschiedenen CO_2 zu der Menge des aufgenommenen O_2, d. h. wie der respiratorische Quotient (R. Q.). Es müßte also

$$\frac{CO_2\text{-Druck innen} - CO_2\text{-Druck außen}}{O_2\text{-Druck außen} - O_2\text{-Druck innen}} = \text{R. Q.}$$

sein. Es zeigte sich nun, daß dies im allgemeinen nicht der Fall war, daß vielmehr das Verhältnis der Spannungsdifferenzen der CO_2 und des O_2, das der Verfasser mit dem Ausdruck $\delta p \frac{CO_2}{O_2}$ bezeichnet, unter verschiedenen Bedingungen ein sehr wechselndes ist und in entscheidender Weise vor allem durch den Wassergehalt des Gewebes beeinflußt wird. Je mehr das Organ eintrocknet, um so mehr steigt $\delta p \frac{CO_2}{O_2}$, und je größer die Feuchtigkeit ist, um so mehr sinkt dieser Wert.

Dieses eigenartige Verhalten ist nur durch die Annahme erklärbar, daß bei dem Gasaustausch zwei verschiedene Wege in Betracht kommen, einmal die freie Diffusion durch die vorhandenen Intercellularräume und oberflächlichen Poren und zweitens die Diffusion im gelösten Zustande. Der erstere Vorgang gehorcht, wie im vorangehenden Abschnitte auseinandergesetzt wurde (vgl. p. 28), dem Grahamschen Gesetz, nach welchem die Diffusionsgeschwindigkeiten den Quadratwurzeln aus den Dichten umgekehrt proportional sind, und die spezifisch schwerere CO_2 etwas langsamer diffundiert als der O_2; der zweite Vorgang gehorcht (wenigstens für wässerige Lösungen) dem Exnerschen Gesetz, nach welchem die Diffusionsgeschwindigkeiten zwar auch den Quadratwurzeln aus den Dichten umgekehrt, außerdem aber den Absorptionskoeffizienten direkt proportional sind, weshalb die CO_2 durch wässerige Lösungen sehr viel rascher diffundieren muß als der O_2. Je trockener ein Gewebe ist, je größer also seine Porosität wird, um so günstiger werden die Diffusionsbedingungen für den O_2 gegenüber jenen für die CO_2; die Differenz zwischen dem äußeren und dem inneren O_2-Druck wird demgemäß sinken, jene für den CO_2-Druck zunehmen und daher der Quotient $\delta p \frac{CO_2}{O_2}$ steigen.

Das Umgekehrte wird eintreten, wenn der Feuchtigkeitsgehalt zunimmt, die Porosität also verkleinert, die Permeabilität für diosmotischen Durchgang vergrößert wird; das Gewebe wird jetzt an CO_2 verarmen und der Quotient $\delta\, p \frac{CO_2}{O_2}$ absinken.

In besonders auffallender Weise konnte diese Erscheinung an der Orange beobachtet werden, welche bloß an der Ansatzstelle des Stieles mit Poren versehen ist. Wurde diese Stelle verstopft, so verschwand der O_2 im Inneren innerhalb weniger Tage fast vollständig. Der CO_2-Gehalt der inneren Atmosphäre schwankte in ungeheurem Maße mit dem Wassergehalt: beim Eintrocknen an der Luft konnte er 25 Proz. erreichen, während er in feuchter Luft bis auf 1,4 Proz. absinken konnte. Wird eine Kohlrübe in feuchte Erde eingelegt, so sinkt $\delta\, p \frac{CO_2}{O_2}$ bedeutend ab. Bei der sehr porösen Koloquinthe ist wegen der günstigen Bedingungen des O_2-Austausches $\delta\, p \frac{CO_2}{O_2}$ im allgemeinen sehr groß. Werden aber durch Einlegen in Wasser die Poren verstopft und gleichzeitig die Diffusionsbedingungen für die CO_2 gebessert, so sinkt dieser Wert augenblicklich stark ab.

Es leuchtet ein, daß der absolute Wert des Gesamtdruckes der inneren Atmosphäre sich in gleichem Sinne ändern wird wie der Wert von $\delta\, p \frac{CO_2}{O_2}$. Wird dieser groß, so wird der Gesamtdruck positiv, wird er klein, so wird der Gesamtdruck negativ werden. In der eintrocknenden Orange z. B. konnte durch die Zurückhaltung der CO_2 ein positiver Druck von 900 mm H_2O erreicht werden, in feuchter Luft hingegen durch die starke Abgabe der CO_2 und die geringe Zufuhr an O_2 ein negativer Druck von 458 mm H_2O! Bei der Koloquinthe wurde der Druck beim Einlegen ins Wasser innerhalb weniger Minuten negativ, um sogleich nach dem Herausnehmen durch das rasche Eindringen des O_2 und die Zurückhaltung der CO_2 positiv zu werden.

Auch der N_2-Gehalt der inneren Atmosphäre erwies sich als wechselnd; bei Verminderung des absolute Druckes im Pflanzeninneren war er höher, bei Steigerung desselben niedriger als in der Atmosphäre. DEVAUX erklärt diese Erscheinung durch das Auftreten von durch das absolute Druckgefälle erzeugten Massenströmungen, welche bei Vorhandensein eines Ueberdruckes im Pflanzeninneren N_2 mitfortführen, bei Bestehen eines Unterdruckes solchen mitzuleiten.

So vermag der Wassergehalt der pflanzlichen Organe einfach durch Verschiebung der Diffusionsbedingungen die Partiardrucke der einzelnen Gase (sowie auch die Höhe des Gesamtdruckes) der inneren Atmosphäre innerhalb weiter Grenzen zu verändern.

Zu ganz analogen Ergebnissen haben die Untersuchungen geführt, die neuerdings ANGELSTEIN (1) über die assimilatorische Sauerstoffabgabe submerser Wasserpflanzen angestellt hat. Wurden die Pflanzen zum Teil aus dem Wasser herausgehoben, so sank die Menge des in Bläschenform durch die Schnittfläche des Stengels unter Wasser abgegebenen Sauerstoffs sogleich sehr stark ab, weil infolge der günstigeren Bedingungen der Sauerstoffdiffusion an der Luft jetzt ein

größerer Teil des Sauerstoffs durch die unversehrten Oberflächen der Blätter hindurch diffundierte. Wurde die Diffusion an der Luft durch Besprengen der Pflanze mit Wasser oder durch Steigerung des O_2-Druckes der Atmosphäre verschlechtert, so erfolgte wieder eine stärkere O_2-Abgabe an das Wasser. Mithin begünstigt, wie schon früher (vgl. p. 27) erwähnt, die Entwicklung von Luftblättern (auch ohne Pneumathoden) den Sauerstoffaustausch.

Aus diesen und aus Devauxs Versuchen ergibt sich ferner die wichtige Schlußfolgerung, daß an der Luft der Austausch des Sauerstoffs, im Wasser der Austausch der Kohlensäure begünstigt ist. Wir werden ganz analogen Verhältnissen mehrfach auch im Bereiche der tierischen Organismen begegnen.

4. Sauerstoff-Speicherung.

Die grünen Pflanzen sind in ihrer Sauerstoffversorgung von der Umgebung zweifellos sehr viel unabhängiger als die tierischen Organismen (vgl. auch Pfeffer, 27, p. 547). Denn abgesehen von ihrem meist geringeren O_2-Bedürfnis besitzen sie in ihrer assimilatorischen Tätigkeit eine O_2-Quelle, welche den ganzen O_2-Bedarf zur Zeit der Belichtung mehr als zu decken vermag. Es ist also selbstverständlich, daß die Pflanzen bei völliger O_2-Entziehung noch eine Zeitlang auf Kosten des bei der Assimilation der CO_2 frei werdenden O_2 zu leben vermögen, wie dies Kühne (19) für Characeen nachgewiesen hat, und wie dies für einige pflanzliche Protisten im Zusammenhang mit analogen Erscheinungen bei Protozoen noch im nächstfolgenden Kapitel erwähnt werden soll. Es kann jedoch kaum zweifelhaft sein, daß auch unter gewöhnlichen Bedingungen der während der Belichtung veratmete Sauerstoff zu überwiegendem Teil der durch das Chlorophyll zersetzten Kohlensäure entstammt. Angesichts dieser Tatsache erscheint es — zumal in Anbetracht der in neuerer Zeit aufgedeckten chemischen Beziehungen zwischen Chlorophyll und Hämoglobin — vielleicht nicht zu gewagt, auch an einen funktionellen Uebergang von „assimilatorischen" zu „respiratorischen" Substanzen, von „Kohlenstoffüberträgern" zu „Sauerstoffüberträgern" zu denken (Winterstein, 39).

Bei zahlreichen, besonders niederen Pflanzen sind ferner Substanzen beschrieben worden, die — zum Teil in einer gefärbten und einer ungefärbten Modifikation existierend — als O_2-Ueberträger zu fungieren vermögen. Doch ist diese chemische Funktion der als „Oxydasen" bezeichneten Stoffe nicht mit der sozusagen mechanischen Funktion der O_2-Speicherung der tierischen respiratorischen Proteïde vergleichbar, und ihre Behandlung erfolgt daher — ebenso, wie jene der analogen tierischen Oxydasen — an einer anderen Stelle dieses Werkes (vgl. Bd. II, 1. Hälfte, p. 130 ff.).

Es ist aber zu erwähnen, daß auch bei pflanzlichen Organismen die Fähigkeit beobachtet wurde, ganz analog, wie dies durch die respiratorischen Farbstoffe der Tiere geschieht, Sauerstoff in lockerer Bindung zu speichern. Pfeffer (26) hat Versuche von Ewart mitgeteilt, nach welchen eine solche Fähigkeit verschiedenen Farbstoffbakterien (*Bact. brunneum*, *Bact. cinnabareum*, *Micrococcus agilis*, *Staphylococcus citreus*, *Bacillus janthinus* u. a.) zukommt. Der Nachweis hierfür konnte nicht bloß mit der Engelmannschen Bakterien-

methode erbracht werden, indem sich zeigen ließ, daß *Bact. termo, Spirillum undula* und andere als O_2-Reagens verwendbare Bakterien ihre Beweglichkeit, die sie durch Verdrängung der Luft durch H_2 eingebüßt hatten, bei Anwesenheit eines der O_2-produzierenden Bakterien ohne äußere O_2-Zufuhr wiedergewannen, sondern die O_2-Speicherung konnte auch auf makrochemischem Wege nachgewiesen werden. Wurde nämlich bei flüssigen Kulturen der genannten Bakterien die Luft durch H_2 verdrängt, das Kulturgefäß sodann zugeschmolzen und einige Zeit auf 100° erhitzt, so ließ sich in dem auf diese Weise aus der Kulturflüssigkeit gewonnenen Gas ein O_2-Gehalt bis zu 30 Proz. feststellen, während bei anderen Bakterienarten bei diesem Verfahren keine Spur von O_2 nachweisbar war. Auf diesem Wege konnte aus 1 g *Bact. bruneum* 0,1—0,45 ccm O_2 gewonnen werden.

Ebenso wie das Hämoglobin können diese Bakterien nach Abgabe des O_2 an den O_2-freien Raum bei Berührung mit Luft wieder neuen O_2 aufnehmen. Diese Fähigkeit, Sauerstoff zu binden, ist bloß an Farbstoffbakterien beobachtet worden und ist bei diesen an das Vorhandensein des Farbstoffes geknüpft, da das O_2-Bindungsvermögen zu der Intensität der Färbung in Beziehung steht und den unter besonderen Bedingungen sich farblos entwickelnden Kulturen der gleichen Art abgeht. Das O_2-Bindungsvermögen ist auch unabhängig von dem Leben der Bakterien, da es auch nach mehrtägiger Einwirkung von Aether erhalten bleibt und auch auf die in der Kälte bereiteten alkoholischen Extrakte zum Teil übergeht. Es ist also offenbar ein Farbstoff, der ähnlich wie das Hämoglobin den Sauerstoff in einer lockeren, bei Erniedrigung des O_2-Druckes dissoziierenden Bindung zu fesseln vermag. Bedenkt man, daß dieser Farbstoff nur einen kleinen Teil der Körpermasse ausmachen kann, und daß das O_2-Bindungsvermögen, wie oben erwähnt, unter Umständen einen Wert von 0,45 ccm O_2 pro 1 g Körpersubstanz zu erreichen vermag, so ergibt sich, daß die O_2-Kapazität dieses Farbstoffes noch erheblich größer sein muß als die des Hämoglobins. Auch manche höheren Pflanzen würden, wie der Verfasser vermutet, vielleicht die Fähigkeit einer gewissen Sauerstoffspeicherung besitzen.

Eine solche hat Palladin (24) auch den bei zahlreichen Pflanzen von ihm beschriebenen „Atmungspigmenten“ oder „Phytohämatinen“ zugeschrieben, die sich zwar meist bloß in reduziertem Zustande in der lebenden Pflanze befinden, von denen einige aber, wie z. B. jene der roten Rübe oder des roten Kohls, auch unter normalen Bedingungen gefärbt vorkommen und bei Selbstverdauung unter O_2-Mangel, sowie unter dem Einfluß von Reduktionsmitteln eine Entfärbung zeigen, während bei Luftzutritt die rote Farbe wieder zurückkehrt. Doch erscheint der Nachweis, daß diesen Stoffen auch eine den respiratorischen Pigmenten der Tiere vergleichbare mechanische Funktion der O_2-Speicherung und des O_2-Transportes zukomme, und der Zellsaft daher die Rolle eines „Pflanzenblutes“ spiele, die ihm Palladin zuschreibt, bisher in keiner Weise erbracht, wie auch Reinitzer (29) mit Recht hervorhebt.

Literatur.

Pflanzen.

1. ***Angelstein, U.***, *Untersuchungen über die Assimilation submerser Wasserpflanzen. Inaug.-Diss. Halle 1910.*

2. **Barthélemy, A.**, *Du rôle que joue la cuticule dans la respiration des plantes. Ann. d. Sc. nat., (5) Bot., T. 9 (1868), p. 287.*
3. — *De la respiration et de la circulation des gaz dans les végétaux. Ebenda, (5) Bot., T. 19 (1874), p. 131.*
4. **Bequerel, P.**, *Sur la perméabilité aux gaz de l'atmosphère, du tégument de certaines graines desséchées. Compt. rend. Acad., T. 138 (1904), p. 1347.*
5. **Blackmann, F. Fr.**, *Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. No. II. Philos. Transact. Roy. Soc. London (B), Vol. 186, I (1895), p. 503.*
6. **Boehm, J.**, *Ueber das Verhalten von vegetabilischen Geweben und von Stärke und Kohle zu Gasen. Bot. Ztg., 41. Jahrg. (1883), p. 521, 537, 553.*
7. **Brown, H. T.**, *and* **Escombe, F.**, *Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. Philos. Transact. Roy. Soc. London (B), Vol. 193 (1900), p. 223.*
8. **Devaux, H.**, *Du mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques submergées. Ann. d. Sc. nat., (7) Bot., T. 9 (1889), p. 35.*
9. — *Étude expérimentale sur l'aération des tissus massifs. Ebenda, (7) Bot., T. 14 (1891), p. 297.*
10. **Exner, A.**, *Anwendung der Engelmannschen Bakterienmethode auf die Untersuchung tierischer Gewebe. Sitz.-ber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-nat. Kl., Bd. 106, Abt. 3 (1897), p. 64.*
11. **Exner, F.**, *Ueber den Durchgang der Gase durch Flüssigkeitslamellen. Poggendorffs Ann. d. Physik u. Chemie, Bd. 155 (1875), p. 321 u. 443.*
12. **Garreau**, *Recherches sur l'absorption et l'exhalation des surfaces aériennes des plantes. Ann. d. Sc. nat.. (3) Bot., T. 13 (1849), p. 321.*
13. **Gernez, D.**, *Sur le dégagement des gaz de leurs solutions sursaturées. Compt. rend. Acad., T. 63 (1866), p. 883.*
14. **Goebel, K.**, *Pflanzenbiologische Schilderungen, 2. Teil, Marburg 1893.*
15. **Graham, Th.**, *Ueber die Molekularbeweglichkeit der Gase. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 131 (1864), p. 1. (Philos. Transact. Roy. Soc. London 1863.)*
16. — *Ueber die Absorption und dialytische Trennung der Gase durch Kolloidscheidewände. Poggendorffs Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 129 (1866), p. 549. (Philos. Transact. Roy. Soc. London 1866.)*
17. **Haberlandt, G.**, *Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., Leipzig, Engelmann, 1909, p. 397 f.*
18. **Hagenbach, A.**, *Ueber Diffusion von Gasen durch wasserhaltige Gelatine. Wiedemanns Ann. d. Phys. u. Chem., N. F. Bd. 65 (1898), p. 673.*
19. **Kühne, W.**, *Ueber die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. 2. Mitteil. Ztschr. f. Biol., Bd. 36 (1898), p. 425.*
20. **Lietzmann, E.**, *Ueber die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in bezug auf atmosphärische Luft. Flora, 70. Jahrg. (1887), p. 339, 355.*
21. **Mangin, L.**, *Sur la diffusion des gaz à travers les surfaces cutinisées. Compt. rend. Acad., T. 104 (1887), p. 1809. — Sur la perméabilité de l'épiderme des feuilles pour les gaz. Ebenda, T. 106 (1888), p. 771. — Recherches sur la pénétration ou la sortie des gaz dans les plantes. Ann. d. l. Sc. agronomique française et étrangère, Ann. 5 (1888), T. 1, p. 349.*
22. **Müller, N. I. C.**, *Untersuchungen über die Diffusion der atmosphärischen Gase in der Pflanze etc. 2. Teil. Jahrb, f. wiss. Bot., Bd. 7 (1869/70), p. 145.*
23. **Nicolas, G.**, *Recherches sur la respiration des organs végétatifs des plantes vasculaires. Ann. d. Sc. nat., (9) Bot., T. 10 (1909), p. 1.*
24. **Palladin, W.**, *Das Blut der Pflanzen. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., Bd. 26 (1908), p. 125. — Die Atmungspigmente der Pflanzen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 55 (1908), p. 207.*
25. **Peyrou, J.**, *Recherches sur l'atmosphère interne des plantes. Thèse Paris 1888.*
26. **Pfeffer, W.**, *Ueber die lockere Bindung von Sauerstoff in gewissen Bakterien (nach Versuchen von Ewart). Ber. über d. Verhandl. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. z. Leipzig, math.-phys. Kl., Bd. 48 (1896), p. 379.*
27. — *Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. 1, Leipzig 1897.*
28. **Pranghe, J.**, *Ueber Diffusion von Gasen durch Flüssigkeitslamellen. Diss. Bonn 1877.*
29. **Reinitzer, F.**, *Ueber Atmung der Pflanzen. Rektoratsrede, Graz 1910, zit. nach Bot. Ctbl., Bd. 116 (1911), p. 8.*
30. **Schenck, H.**, *Ueber das Aerenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 20 (1889), p. 526.*
31. **Schimper, A. F. W.**, *Pflanzengeographie, Jena 1898, p. 80.*

32. **Stahl, E.**, *Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg., Bd. 52 (1894), p. 117.*
33. **Unger, F.**, *Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Sitz.-ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 12 (1854), p. 367.*
34. **Vernon, H. M.**, *The solubility of air in fats, and its relation to caisson disease. Proc. Roy. Soc. London (B), Vol. 79 (1907), p. 366.*
35. **Vogel A.**, *und* **Reischauer, C.**, *Ueber die Durchdringung einer Oelschicht durch atmosphärischen Sauerstoff. Ref. in: Fortschr. d. Physik, 15. Jahrg. (1859), p. 117,*
36. **Westermaier, M.**, *Zur Kenntnis der Pneumatophoren. Freiburg (Schweiz) 1900.*
37. **Wiesner, J.**, *Versuche über den Ausgleich des Gasdrucks in den Geweben der Pflanzen. Sitz.-ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 79, Abt. 1 (1879), p. 368.*
38 — *und* **Molisch, H.**, *Untersuchungen über die Gasbewegung in der Pflanze. Ebenda, Bd. 98, Abt. 1 (1889), p. 670.*
39. **Winterstein, H.**, *Ueber den Mechanismus der Gewebsatmung. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 6 (1907), p. 378.*

II. Protozoen.

Bei den niedersten Stämmen des Tierreiches sind eigene Respirationsorgane nicht bekannt. Doch finden sich auch hier schon eine Reihe von Besonderheiten, welche direkt oder indirekt mit der Funktion des Gasaustausches in Zusammenhang stehen und eine kurze Besprechung erheischen.

Das Fehlen besonderer Respirationsvorrichtungen bei den Protozoen erscheint auf Grund einfacher Erwägungen ohne weiteres verständlich: Die im allgemeinen äußerst geringe Größe dieser Organismen bewirkt, daß einerseits die absolute Dicke der von den Gasen durch Diffusion zu bewältigenden Protoplasmaschicht sehr gering ist, andererseits die Oberfläche des Körpers, die in ihrer Gänze als Atmungsorgan betrachtet werden muß, im Verhältnis zu dem Volumen sehr gewaltig ist. Diese Oberfläche selbst erfährt ferner durch eine Reihe von Einrichtungen, die besonders im Dienste der Bewegungsfunktion stehen, noch weitere bedeutende Vergrößerungen durch die Ausbildung von Pseudopodien, von Geißeln und Wimpern. Hierzu kommt die durch diese Organe bewirkte zum Teil sehr schnelle Fortbewegung im Wasser, durch welche für eine immerwährende Erneuerung des respiratorischen Mediums Sorge getragen wird, sowie bei den dieser raschen Bewegung entbehrenden Rhizopoden das Vorhandensein einer Protoplasmaströmung in den Pseudopodien, durch welche immer neue Teile des Protoplasmas an die Oberfläche geschoben werden.

Nicht genug damit, finden wir bereits hier die Ausbildung besonderer Organe, der kontraktilen Vakuolen, die, wenn sie auch keinen Respirationsapparat im eigentlichen Sinne darstellen, wie dies Spallanzani (1776) annahm, doch indirekt für die Atmung Bedeutung gewinnen dürften (vgl. Kapitel: „Atmungsmechanik“).

Respiratorische Bedeutung des Chlorophylls. Zahlreiche Protozoen sind durch das Vorhandensein von Chlorophyll ausgezeichnet, das wohl in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle symbiotisch lebenden Algen zugehört. Gegenüber dem naheliegenden Gedanken, daß dieses Chlorophyll durch die Produktion von Sauerstoff eine respiratorische Bedeutung für den tierischen Symbionten besitzen könne, ist von verschiedenen Seiten eingewendet worden, daß die auf eine solche O_2-Produktion angewiesenen Tiere ja im

Dunkeln zugrunde gehen müßten. Dies ist zweifellos richtig. Doch ist die Annahme einer respiratorischen Bedeutung des Chlorophylls hierdurch in keiner Weise widerlegt. Denn es kann nicht zweifelhaft erscheinen, daß der im Organismus selbst, also in unmittelbarer Nähe der Orte des Verbrauchs freiwerdende Sauerstoff, ebenso wie wir dies für die Pflanzen angenommen haben (vgl. p. 37), auch bei den Tieren zu den Oxydationsprozessen Verwendung findet, und bei Fortfall anderer O_2-Quellen das Leben zu erhalten vermag.

Dies geht in der Tat auch aus den Untersuchungen hervor, die Engelmann (3) an tierischen und pflanzlichen Protisten ausgeführt hat: Er beobachtete, daß *Paramaecium bursaria* und andere chlorophyllhaltige Ciliaten bei stark sinkendem O_2-Gehalt eine große Unruhe zeigen, die bei intensiver Belichtung (am besten mit weißem oder rotem Licht) wieder aufhört. In diesem Zustande reagieren die bei normalem O_2-Gehalt des Wassers gegen Licht unempfindlichen Tiere sehr lebhaft auf Aenderungen der Belichtung, und kehren sogleich wieder ins Licht zurück, wenn sie die Grenze zwischen belichteten und unbelichteten Stellen auch nur mit der Hälfte ihres Körpers überschritten haben. Im Mikrospektrum von Gaslicht gehen sie aus grün und blau nach rot, am liebsten nach Orten von 650 bis 700 $\mu\mu$ Wellenlänge, wo sie wie im O_2-haltigen Tropfen ruhig verharren. Aenderungen der Wellenlänge des Lichtes rufen wieder Unruhe hervor, um so rascher, je bedeutender sie ist, bei starken Aenderungen sofort, bei geringen erst nach einiger Zeit (5—10 Sek.). Offenbar wird also hier die ungenügende O_2-Zufuhr von außen durch die O_2-Entwicklung durch das Chlorophyll kompensiert. Eine analoge Deutung verlangen offenbar die Beobachtungen an verschiedenen Diatomeen und Oscillarien, bei denen Engelmann die durch O_2-Mangel gelähmte Bewegung durch entsprechende Belichtung wieder hervorrufen konnte. Ebenso sah Engelmann (4) auch die im Dunkeln zum Stillstand gekommene Wimperbewegung der mit diffusem Chlorophyll versehenen Vorticellen bei Belichtung wieder beginnen.

Gassekretion bei Protozoen. Anhangsweise sei bemerkt, daß die eigenartige Erscheinung der Gassekretion, die uns noch mehrfach zu beschäftigen haben wird, auch auf der niedersten Stufe der Organismen bereits zu beobachten ist. Sie steht hier, ebenso wie bei den höheren Organismen nicht im Dienste der Atmung, sondern der Bewegung, bzw. hydrostatischer Funktionen. Die ersten Beobachtungen hierüber scheint Perty (7) angestellt zu haben. Engelmann (1) hat die wunderbare Tatsache geschildert, daß *Arcella vulgaris*, wenn sie sich an der Unterfläche eines hängenden Tropfens befindet und mit ihren Pseudopodien keinen festen Stützpunkt erlangen kann, in dem in der Schale eingeschlossenen Teil ihres Protoplasmas im Verlaufe weniger Minuten kleine Gasbläschen produziert und so durch Verringerung ihres spezifischen Gewichtes zur Oberfläche des Tropfens emporsteigt; hat sie hier einen festen Stützpunkt gefunden, so wird das Gas allmählich wieder resorbiert. Mitunter erfolgt die Gasbildung oder das Verschwinden des bereits produzierten Gases einseitig, so daß das Tier in Kantenstellung gerät, immer aber handelt es sich um eine zweckmäßige Erscheinung, die das Tier in eine Lage bringt, in der es sich festzuhalten vermag. Ueber die Zusammensetzung des Gases und dem Mechanismus seiner Produktion konnte begreiflicherweise kein Aufschluß gewonnen werden. Analoge Beobachtungen hat Entz (5) an *Difflugia proteiformis* angestellt. Später hat Engelmann (2) gelegentlich auch noch bei anderen Protozoen (*Sphaerophyra*, *Amoeba radiosa*) Gasblasen gefunden, die innerhalb weniger Minuten zum Verschwinden kamen, deren Neubildung jedoch nicht beobachtet werden konnte.

Auch bei pflanzlichen Protisten (z. B. Phycochromaceen) ist das Auftreten von Gasvakuolen im Dienste hydrostatischer Funktionen festgestellt (Klebahn, 6).

Literatur.

Protozoen.

1. ***Engelmann, Th. W.***, *Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Pflügers Arch., Bd. 2 (1869), p. 307.*
2. — *Ueber Gasentwicklung im Protoplasma lebender Protozoen. Zool. Anz., Bd. 1 (1878), p. 152.*
3. — *Ueber Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Pflügers Arch., Bd. 29 (1882), p. 387.*
4. — *Ueber tierisches Chlorophyll. Ebenda, Bd. 32 (1883), p. 80.*
5. ***Entz, G.***, *Zur Gasentwicklung im Protoplasma lebender Protozoen. Zool. Anz., Bd. 1 (1878), p. 248.*
6. ***Klebahn, H.***, *Gasvakuolen, ein Bestandteil der Zellen der wasserblütebildenden Phycochromaceen. Flora, Bd. 80 (1895), p. 241.*
7. ***Perty, M.***, *Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Berlin 1852, p. 184 (zit. nach Entz, 5).*

III. Poriferen und Cölenteraten.

Auch bei den Poriferen und Cölenteraten sind eigene Respirationsorgane nicht zur Ausbildung gelangt. Bei den ersteren sorgt der Flüssigkeitsstrom, der, durch die Tätigkeit der Geißelkammern in Bewegung gehalten, in zahllosen feinen Kanälen kontinuierlich den ganzen Körper durchsetzt, für Ernährung und Ausscheidung ebenso wie für den Gasaustausch; bei den zweiten wird dieser durch die Zartheit des gesamten Organismus oder wenigstens die seiner Anhänge, besonders der Tentakel, ermöglicht. Hierzu kommt auch hier die Flüssigkeitsströmung, die teils durch die Fortbewebung des Tieres, teils durch den Schlag von Wimpern erhalten, die Leibeshöhle und oft in viel verzweigten Kanälen den ganzen Körper des Tieres oder den ganzen Tierstock durchdringt (s. Atmungsmechanik). Die Bedingungen für die Gasdiffusion werden um so günstiger sein, je zarter der Organismus gebaut ist. So beobachtete Winterstein (26), daß kleine Medusen ihre Lebenstätigkeit erst bei niedrigerem Sauerstoffdruck einstellen als größere, während der Intensität des Atmungsbedürfnisses nach das Gegenteil zu erwarten wäre, da auch bei den wirbellosen Tieren die kleineren Individuen einen stärkeren Gaswechsel besitzen.

Ueber das Verhalten von Aktinien bei Absinken des O_2-Gehaltes des Wassers hat Piéron (20) einige interessante Beobachtungen angestellt: Nach ihm wäre das Verhalten ein ganz verschiedenes, je nachdem ob die Tiere in einem offenen oder in einem völlig mit Wasser erfüllten und gegen Luft abgeschlossenen Gefäße gehalten werden. Im ersteren Falle sah er bei Absinken des O_2-Gehaltes *Tealia felina* sich umdrehen und den Fuß an der Oberfläche des Wassers ausbreiten, offenbar um durch die zarte Bedeckung desselben zu atmen; dieses Verhalten, das nur bei O_2-Mangel zu beobachten war, ließ sich mitunter auch an *Actinia equina* feststellen. Meist jedoch kriecht diese an der Gefäßwand empor, entweder, wenn die Luft feucht ist, völlig aus dem Wasser heraus, oder — und dies am häufigsten — so, daß sie zur Hälfte an der Luft und zur Hälfte im Wasser ist. In dieser Stellung vermögen die Aktinien unter Bedingungen am Leben zu bleiben, unter welchen die am Boden be-

findlichen Tiere zugrunde gehen. Sehr bemerkenswert ist die Beobachtung PIÉRONS, daß die Aktinien in dieser Stellung aufhören den Sauerstoff des Wassers zu atmen, ihn vielmehr fast ausschließlich der Luft entnehmen, obwohl sie sonst den Sauerstoff des Wassers noch zu verwerten vermögen, wenn der Gehalt an solchem weniger als 2 mg pro Liter beträgt. So enthielt z. B. Wasser mit einem anfänglichen O_2-Gehalt von 8 mg pro Liter, in welchem zwei Aktinien in der oben geschilderten Stellung (also zur Hälfte an der Luft) sich befanden, 14 Tage später noch $5^1/_2$ mg, während das gleiche Wasser mit zwei Aktinien am Boden des Gefäßes nach 48 Stunden nur mehr 2 mg pro Liter enthielt. Es war also im ersteren Falle die O_2-Aufnahme fast zur Gänze aus der Luft erfolgt, eine Beweis wie sehr viel günstiger die Bedingungen der O_2-Zufuhr an der Luft sind als im Wasser.

In einem luftdicht verschlossenen Gefäß hingegen, in welchem die Luftatmung unmöglich ist, würden die Aktinien nach PIÉRON ihre Tentakel einziehen, sich zusammenballen und eine isolierende Schleimhülle sezernieren. In diesem Zustande vermögen sie selbst bei stark vermindertem O_2-Druck der Asphyxie lange Zeit zu widerstehen. Entfaltung und Einziehung der Tentakel würde nach PIÉRON in hohem Maße von dem O_2-Gehalt des Wassers abhängig sein. Bei Absinken desselben unter 7 mg pro Liter würden die Aktinien meist geschlossen bleiben. In einem mit grünen Wasserpflanzen (Ulven) besetzten Gefäß konnte PIÉRON an Aktinien einen von der Belichtung abhängigen Rhythmus des Oeffnens und Schließens beobachten, der, da die Tiere durch das Licht als solches nicht beeinflußt würden, von den Aenderungen des Sauerstoffgehaltes herrühren müßte. Bei Tage (also höherem O_2-Gehalt) wurden die Tentakel ausgestreckt, und in der Nacht wieder eingezogen; an sonnenhellen Tagen erfolgte die Oeffnung früher und die Schließung später als bei bedecktem Himmel. Allein diese letzteren Angaben, bzw. deren Deutung, die in Gegensatz zu allen stehen würden, was wir sonst an Tieren beobachten, die wohl durchwegs bei Absinken des O_2-Gehaltes ihre respiratorische Oberfläche möglichst zu vergrößern suchen, sind recht unglaubwürdig. Tatsächlich würde nach BOHN (2) das Licht als solches einen sehr großen Einfluß auf den Zustand der Aktinien ausüben, und bei Ausschaltung dieser Fehlerquelle konnte er feststellen, daß sie auch in einem sehr O_2-armen Wasser (O_2-Gehalt von 2—1 mg pro Liter) noch vollkommen ausgestreckt bleiben.

Schwimmblase der Siphonophoren.

Bei einer Klasse der Cölenteraten findet sich ein Organ, dem von einigen Autoren auch eine respiratorische Bedeutung zugeschrieben wurde, und das jedenfalls mit den Erscheinungen des Gasaustausches in so innigem Zusammenhange steht, daß seine Besprechung hier angezeigt erscheint. Es ist dies die Pneumatophore oder Schwimmblase, welche alle Siphonophoren besitzen, mit Ausnahme der Calycophoren, deren hydrostatischer Apparat statt von einer Luftblase von einem Oeltropfen dargestellt wird. Die wesentliche Funktion der Schwimmblase ist also ebenso wie bei den Fischen zweifellos eine hydrostatische und hat uns daher nicht weiter zu beschäftigen. Uns interessiert hier nur die Frage nach dem Zu-

standekommen dieser Gasansammlung, sowie nach ihrer etwaigen respiratorischen Bedeutung.

Die Schwimmblasen der meisten Siphonophoren ist vollständig geschlossen, nur bei wenigen Arten besitzt sie eine oder mehrere Oeffnungen, durch welche der Schwimmblaseninhalt an der Oberfläche des Wassers mit der äußeren Luft in Verbindung treten kann. Die geschlossenen Pneumatophoren sind meist sehr klein, so daß eine Untersuchung ihres Gasgehaltes bisher nicht vorgenommen wurde. Da aber, wie in der Einleitung dargelegt wurde (vgl. p. 18), eine Gasansammlung unter Wasser durch Diffusionsprozesse allein überhaupt nicht erfolgen kann, so ergibt sich ohne weiteres, daß das in den geschlossenen Pneumatophoren enthaltene Gas das Produkt einer Sekretion sein muß. Tatsächlich findet sich in dem unteren als Lufttrichter bezeichneten Teil der Schwimmblase ein drüsiges Epithel ektodermalen Ursprungs, das von den Zoologen allgemein als „Gasdrüse" gedeutet wird; allerdings ist diese Auffassung nur morphologisch und nicht experimentell begründet[1]).

Diese Gasdrüse findet sich nicht nur in den geschlossenen Pneumatophoren, sondern auch in solchen, welche einen Luftporus besitzen; dies ist z. B. bei den Physaliden der Fall, deren Gasdrüse zum Teil sogar eine besonders starke Ausbildung zeigt (Fig. 4), die nach Chun (5) mit der bedeutenden Größe der Pneumatophore in Zusammenhang steht. Der durch einen Sphinkter verschließbare Luftporus, der sich bei *Rhizophasa* und *Physalia* findet, würde nach Chun lediglich für den (von verschiedenen Autoren direkt beobachteten) Austritt der durch die Gasdrüse sezernierten Gase bestimmt sein. Eine Einfuhr von Luft durch den Porus würde wegen der Dünnwandigkeit der leicht kollabierenden Pneumatophore einen komplizierten Schluckakt zur Voraussetzung haben.

Andere Beobachtungen sprechen jedoch zugunsten einer direkten Aufnahme von atmosphärischer Luft in die Schwimmblase der Physaliden. Quatrefages (21) sah eine *Physalia* ihre Schwimmblase spontan völlig entleeren; sie blieb an der Oberfläche und nach 1/4 Stunde war die Blase wieder vollständig gefüllt. Eine so rasche Wiederfüllung könnte nach ihm nur durch Aufnahme atmosphärischer Luft erfolgen. Der Mechanismus dieser Füllung würde darin bestehen, daß die knorpelig-elastische Wand der Schwimmblase (die Wand des oberen Teiles der Pneumatophore, die sogenannte Luftflasche, besteht meist aus einer chitinartigen Substanz) nach deren durch Muskelkontraktion erfolgter Entleerung wieder ihre gewöhnliche Form anzunehmen trachtet und so, wie ein vorher zusammengedrückter Gummiball, Luft ansaugt. Quatrefages glaubte, daß diese abwechselnde Füllung und Entleerung der Schwimmblase einen wahren Atmungsvorgang darstellte. Er sammelte das in der Schwimmblase enthaltene Gas und ließ es analysieren. Die Analyse (ausgeführt an drei Gasproben von 45, 72 und 58,5 ccm) ergab 17,22—17,78 Proz. O_2 und den Rest N_2, CO_2 wurde keine gefunden. Quatrefages glaubte in dem Ergebnis dieser Analyse eine Bestätigung seiner Ansicht sehen zu dürfen, weil der O_2-Gehalt ca. 3,3 Proz. geringer war als der der

1) Bei Agalmidenlarven würde nach Woltereck (28) die primäre Gasentwicklung durch Auflösung (?) embryonaler Zellen erfolgen und erst die sekundär die Flasche erfüllende Gasmenge von der „Gasdrüse" sezerniert werden.

atmosphärischen Luft. Das Fehlen der Kohlensäure erklärte er dadurch, daß das Gas über Wasser aufgefangen worden war.

In neuerer Zeit haben SCHLOESING und RICHARD (22) Analysen der Schwimmblasengase von *Physalia* ausgeführt. RICHARD fand

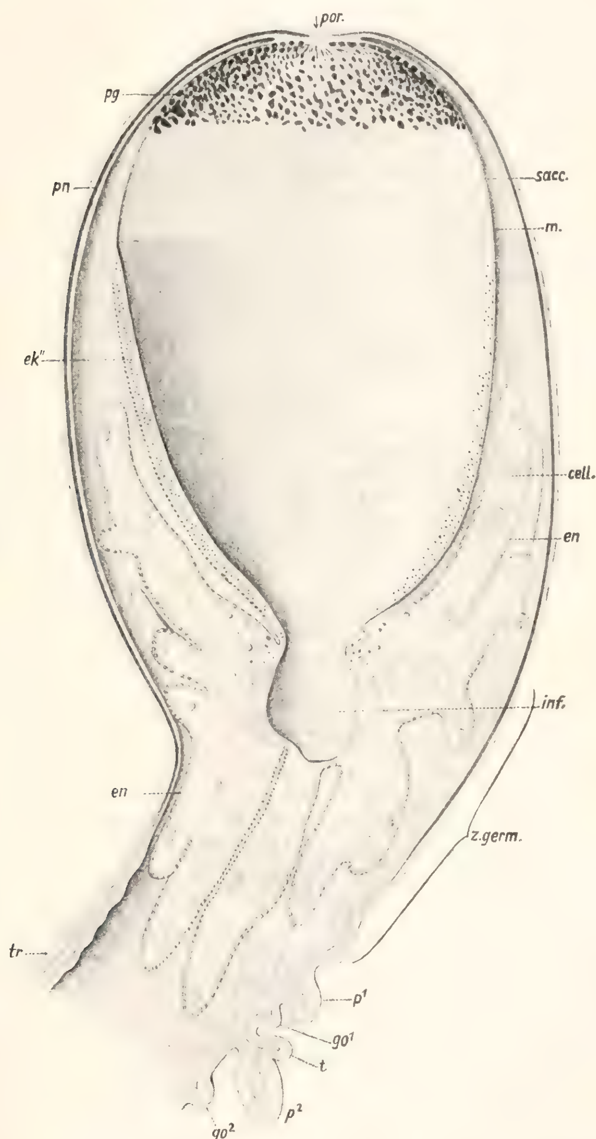


Fig. 4. Halbschematische, aus einer Längsschnittserie rekonstruierte Darstellung des Baues einer mittelgroßen Pneumatophore von *Rhizophysa filiformis*; ca. 20-fach vergr. nach CHUN (7). *por* Luftporus; *pg* pigmentierte Region des Luftsackes; *pn* Luftschirm; *ek''* Gasdrüse (sekundäres Ektoderm); *en* Entoderm; *tr* Stamm; go^1 go^2 Knospen für die Gonophorentrauben; *t* Tentakel; *p* Magenschlauch; *z* germ. Keimzone auf der Ventralfläche der Pneumatophore; *inf* Lufttrichter; *celi* kolbenförmige Riesenzellen; *m* oberer Rand der Gasdrüse; *sacc* Luftsack.

CO_2 : 0; O_2 : 12,2; N_2 : 87,8 Proz. In einer späteren Untersuchung fanden die beiden Autoren als Mittelwerte einer größeren Zahl von Proben CO_2 : 1,7; O_2 : 15,1; N_2 (+ Argon) : 83,2 Proz. Sie untersuchten auch den Gehalt an Argon und fanden das Verhältnis $A : A + N =$ 1,18 Proz., das gleiche wie in der Luft. Doch bemerken die Autoren mit Recht, daß auch diese letztere Beobachtung nicht mit Notwendigkeit die Aufnahme atmosphärischer Luft beweist, da das Vorhandensein des gleichen Argongehaltes wie in der Atmosphäre auch durch Diffusion erklärbar ist. Die Annahme einer echten respiratorischen Funktion der Physalidenschwimmblase erscheint jedenfalls nicht hinreichend begründet, wenn auch die Möglichkeit ihrer Beteiligung am Gasaustausch besonders in Anbetracht des verminderten O_2-Gehaltes zugegeben werden muß.

Eine Abgabe von Gas aus der Pneumatophore wurde außer bei *Rhizophysa* und *Physalia* auch bei *Physophora* beobachtet. Keferstein und Ehlers (15) haben eine solche Entleerung der Schwimmblase sowohl spontan wie fast regelmäßig auf mechanische Reizung hin auftreten sehen, und Haeckel (13) hat diese von anderen bestrittene Beobachtung zu wiederholten Malen bestätigen können. *Physophora* besitzt keinen Luftporus im oberen mit der Wasserfläche in Berührung tretenden Teile des Luftsackes und der Weg, auf welchem diese Abgabe von Luft erfolgt, ist strittig. Während Keferstein und Ehlers, sowie Haeckel und später Schneider (23) das Bestehen eines natürlichen Luftweges im unteren Teile des Lufttrichters annehmen, stellt Chun (7, 9) das Vorhandensein eines solchen entschieden in Abrede. Nach ihm müßte infolge einer plötzlichen Kontraktion erst eine Zerreißung der zarten Wand des Lufttrichters eintreten, damit eine Ausstoßung von Luft erfolgen könne, ein Vorgang, der angesichts der beobachteten Regelmäßigkeit der reflektorischen Luftabgabe recht befremdlich erschiene. Wie dem auch sei, jedenfalls ist sicher, daß eine Aufnahme von atmosphärischer Luft bei *Physophora* völlig ausgeschlossen ist. Um so bemerkenswerter ist daher die Angabe von Keferstein und Ehlers, daß das Volumen der ausgestoßenen Luft häufig das des ganzen Luftsackes übertrifft, die Luft in der Schwimmblase also unter beträchtlichem Drucke stehen muß, und daß der nach der Entleerung etwas geschrumpfte Luftsack in kürzester Zeit wieder ganz straff wird. Selbst wenn man also ein Ansaugen der im Wasser gelösten Gase durch die elastische Kraft der chitinösen Luftsackwand annehmen wollte, so ist doch das Vorhandensein eines Ueberdruckes in der Schwimmblase, wie er durch das Volumen der ausgetriebenen Luft bewiesen wird, nur durch einen Sekretionsvorgang erklärbar.

An Agalmidenlarven hat Woltereck (28) die merkwürdige Beobachtung gemacht, daß bei ungenügender Durchlüftung der Kulturgläser die Ausbildung aller die Oberfläche der Larven vergrößernder Organe unterbleibt, die der Pneumatophore dagegen eine Verstärkung erfährt, mitunter sogar statt einer zwei oder noch mehr zur Entwicklung kommen. Da es sich aber um völlig abgeschlossene Gebilde handelt, muß der naheliegende Gedanke, hierin eine Beziehung zur Atmungsfunktion zu suchen, wohl zurückgewiesen werden.

Besondere Eigentümlichkeiten bieten die Chondrophoriden (von Chun als Tracheophysen bezeichnet) dar. Ihre Schwimmblase besteht aus einer zentralen Kammer, um die herum konzentrisch eine Reihe ringförmiger Kammern gelagert ist, die ebenso wie die zentrale durch schornsteinförmige Oeffnungen („Stigmata“) mit der atmosphärischen Luft in Verbindung treten können. Nach unten zu gehen von den Luftkammern feine mit Luft erfüllte chitinige Röhren („Tracheen“) ab, die sich mehrfach gabeln und sich in dem Gewebe

der zentralen Drüse (früher als „Leber“ bezeichnet!) mit silberglänzenden Büscheln verästeln; bei *Velella* sind 8, bei *Porpita* eine große Zahl solcher Tracheen vorhanden (Fig. 5).

Chun (6) hat bei beiden Arten eigentümliche Bewegungen beschrieben. Er sah, daß etwa zweimal in der Minute sämtliche Tentakel unter gleichzeitiger Kontraktion der Freßpolypen nach abwärts geschlagen und die dem Wasser zugekehrte Fläche der Scheibe gegen die Pneumatophore gepreßt wird. Durch diese rhythmischen Bewegungen würden die zahlreichen Luftröhrchen zusammengedrückt und die in ihnen enthaltene Luft würde in die Kammern getrieben,

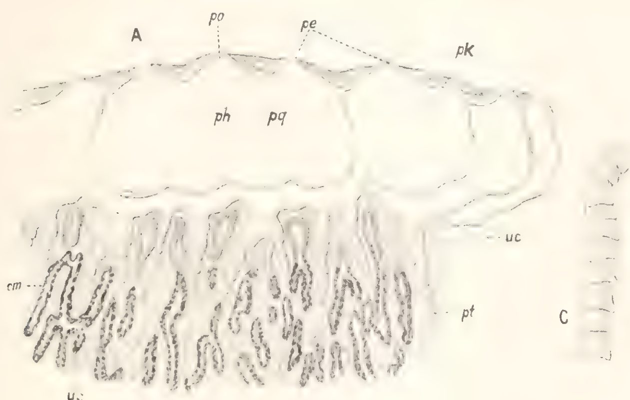




Fig. 5. *Porpitella pectanthis* nach Haeckel (14). A Vertikalschnitt durch das Zentrum der Umbrella; B durch den peripheren Teil derselben; C Stück einer einzelnen Trachee; A und B 20-fach; C 300-fach vergr. *po* Zentralstigma; *pe* periphere Stigmata; *pk* konzentrische Ringkammern; *ph* zentrale Kammer; *pq* Radialkammer; *uc* Zentraldrüse („Leber“, nach Haeckel „Gasdrüse“, in welcher öfters Luftblasen zu sehen sein sollen); *pt* Trachee; *cm* Lebergefäß; *w* Subumbrella; *t* Tentakeln; *um* Limbus der Umbrella; *us* Schleimdrüse des Umbrellarandes.

um von hier durch die Luftöffnungen nach außen zu gelangen; bei der Rückkehr in die Ruhelage würden die elastischen Röhrchen sich wieder mit Luft füllen. Diese regelmäßigen Bewegungen würden eine Luftatmung darstellen und die wegen ihrer äußeren Aehnlichkeit mit den entsprechenden Einrichtungen der Tracheaten als Stigmata und Tracheen bezeichneten Organteile würden auch funktionell tatsächlich solche repräsentieren. Diese Auffassung hat Chun (8)

auch in neuerer Zeit wieder vertreten. Eine Gasdrüse würde nach Chun den Tracheophysen vollkommen abgehen. Demgegenüber kam Haeckel (14, p. 13 u. 29—30) zu der Schlußfolgerung, daß auch bei diesen Siphonophoren die Schwimmblase keine atmosphärische Luft, sondern sezerniertes Gas enthält, welches keine respiratorische, sondern lediglich hydrostatische Funktionen zu erfüllen hat. Die Sekretion würde in dem kompakten äußeren Parenchym der sogenannten „Leber" erfolgen, in welchem Haeckel wiederholt das Vorhandensein von Luftbläschen beobachten konnte, und die „Tracheen" würden lediglich Kanäle darstellen, welche die sezernierte Luft in die Kammern leiten. Auch nach Schneider (23) hat der von Chun beschriebene Vorgang mit der Atmung nichts zu tun. Es sei weder regelmäßige Kontraktion der Polypen wahrnehmbar, noch könnte sie ein Auspressen der starrwandigen Chitinröhrchen und ein Austreten von Luft bewirken, wie sich durch Herbeiführung dieses Vorganges an unter Wasser gehaltenen Exemplaren von *Velella* und *Porpita* ergebe; das Abwärtsschlagen der Tentakeln sei ein der Fortbewegung dienender Vorgang und das in der Schwimmblase enthaltene Gas sei das Produkt der Sekretionstätigkeit bestimmter Zellen der sogenannten Tracheen, welche in ihrer Gesamtheit eine modifizierte Gasdrüse darstellen. Woltereck (27) dagegen, der neuerdings die Entwicklung von *Velella* genauer erforscht hat, gibt an, daß die Larven in einem bestimmten Stadium an die Oberfläche kommen und statt des Wassers, welches die Flasche bis dahin erfüllt, Luft aufsaugen. Doch ist aus seiner Mitteilung nicht klar ersichtlich, ob sich diese Angabe auf direkte Beobachtungen gründet.

Die Ausbildung eines eigenen Luftatmungsorganes bei einer isolierten Gruppe der Cölenteraten, für die eine besondere Veranlassung nicht ersichtlich ist, hat wohl nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich; eine exakte Entscheidung aber ist auch hier natürlich nur auf experimentellem Wege möglich. Ueberhaupt wären die Pneumatophoren der Chondrophoriden und noch mehr jene der Physaliden, welche einen gewaltigen Umfang erreichen können (beobachtete doch Haeckel [14, p. 253] bei der Schwimmblase von *Caravella*, der größten hierhergehörigen Art, eine Länge von 20—30 und eine größte Breite von 8—10 cm!), ein sehr geeignetes Objekt zum Studium des Mechanismus der Gassekretion.

Der Vollständigkeit halber sei im Anschluß hieran erwähnt, daß Bethe (1) an Medusen Anzeichen einer Kohlensäuresekretion gefunden zu haben glaubt. Er beobachtete nämlich, daß durch Neutralrot orange gefärbte Medusen ihre Färbung auch im Seewasser beibehalten, in welchem durch Zusatz von Salzsäure soviel Kohlensäure freigemacht war, daß es bei Zusatz von Neutralrot sich kirschrot färbte. Er schloß aus dieser Verschiedenheit der Färbung, daß unter diesen Bedingungen der CO_2-Druck außerhalb größer sein müsse als in der Meduse und die CO_2-Ausscheidung demgemäß nur durch einen Sekretionsvorgang erfolgen könne. Daß diese Schlußfolgerung nicht bindend ist, hat Bethe selbst zugestanden. Denn Friedenthal (10), der Schöpfer dieser Methodik der Reaktionsbestimmung, hat mit größtem Nachdruck hervorgehoben, daß aus der Färbung der Indikatoren ein Schluß auf die Reaktion nur in Flüssigkeiten, nicht aber in Geweben zulässig ist. Daß es sich in diesem Falle zweifellos um eine besondere Bindung des Farbstoffes durch das Medusengewebe handelt, geht aus Bethes eigenen Beobachtungen hervor, denn er fand, daß die Medusen dem Wasser allen Farbstoff entziehen und ihre Färbung

auch in reinem Wasser lange Zeit festhalten; dadurch ist wohl der an sich höchst unwahrscheinlichen Annahme einer Undurchgängigkeit der fast nur aus Wasser bestehenden Medusengewebe für Kohlensäure (!) jede Grundlage entzogen.

Respiratorische Bedeutung der Farbstoffe und des Chlorophylls.

Ein großer Teil der Schwämme wie der Hohltiere ist bekanntlich durch eine überaus lebhafte Färbung ausgezeichnet. Unter den sie bedingenden Farbstoffen finden sich auch solche, die unter dem Einfluß des Sauerstoffs eine Veränderung erfahren. So hat SCHULZE (24) an *Aplysina aerophoba* eine Farbenänderung beschrieben, welche darin besteht, daß an Gewebsschnitten die normale schwefelgelbe Farbe überall dort, wo Luft Zutritt hat, durch grünlich-blau in preußischblau übergeht. KRUKENBERG (16) hat diese Beobachtung nachgeprüft und bestätigt. Nach ihm würde jedoch am lebenden Tier der Farbstoff (der übrigens durch H_2S noch viel rascher blaugefärbt werden soll als durch O_2!) nicht angegriffen werden, daher auch keine respiratorische Bedeutung besitzen, sondern durch das Vorhandensein anderer unbekannter Stoffe von größerer O_2-Affinität vor der Oxydation geschützt werden (?).

Bei verschiedenen Cölenteraten, besonders Aktinien, finden sich Farbstoffe der Hämatinreihe (vgl. v. FÜRTH, 11, p. 514), doch ist auch hier nichts Sicheres über eine etwaige respiratorische Bedeutung derselben (wie sie z. B. von MAC MUNN [18] angenommen wird) bekannt. Viele roten Farbstoffe gehören zu der Gruppe der Lipochrome. MEREJKOWSKI (19), der sie alle mit dem als Tetronerythrin bezeichneten roten Farbstoff des Crustaceenblutes identifiziert, hat ihnen eine respiratorische Bedeutung zugeschrieben. Zugunsten dieser Ansicht hat er verschiedene Gründe angeführt, z. B. daß der rote Farbstoff sich vorwiegend an der Oberfläche der Tiere in den Organen der Haut findet, die mit dem Sauerstoff des Wassers in Berührung kommen, dagegen niemals im Inneren, daß gerade die seßhaften Tiere, wie Spongien und Actinien damit versehen sind, während er den freilebenden fehlt, daß ferner diejenigen Cölenteraten, welche „gelbe Zellen“ (parasitäre Algen) enthalten, die sie mit Sauerstoff versorgen können, kein oder nur wenig „Tetronerythrin“ aufweisen u. a. m. Die chemische Untersuchung des roten Crustaceenlipochroms hat, wie wir sehen werden, keine Anhaltspunkte für eine respiratorische Funktion desselben ergeben, und auch die von MEREJKOWSKI angeführten Gründe können wohl kaum als ausreichend angesehen werden. Was speziell den letzten Punkt anlangt, so hat v. FÜRTH (11, p. 516) wohl mit Recht darauf hingewiesen, daß hier eine Verwechselung von Ursache und Wirkung vorliegen dürfte, und daß nicht der rote Farbstoff dort fehlt, wo parasitäre Algen vorhanden sind, sondern umgekehrt die rot pigmentierten Tiere für die Ansiedelung der auf Lichtzutritt angewiesenen Algen ungeeignet sind.

Viele Cölenteraten führen, wie schon erwähnt, parasitäre Algen (Zoochlorellen und Zooxanthellen). Es ist klar, daß der CO_2-assimilierende Farbstoff derselben für den Gaswechsel des Wirtes hier ebenso eine Bedeutung gewinnen kann, wie wir dies bei den Protozoen gesehen haben (vgl. p. 40f.). Der Nachweis, daß die algenhaltigen Hohltiere im Licht O_2 produzieren können, ist schon

von Geddes (12) und von Blomfield (mitgeteilt von Lankester, 17), sowie neuerdings von Bohn (3) und von Trendelenburg (25) geführt worden. Was die Verwertung dieses Sauerstoffs für die Atmung des Tieres anlangt, so hat schon Geddes gezeigt, daß *Anthea* in abgestandenem Wasser dem Licht ausgesetzt gut leben kann, über Nacht hingegen zugrunde geht. Brandt (4, p. 275 f.) hat an Antheen und Aiptasien, die in völlig mit Wasser gefüllten, luftdicht verschlossenen Gefäßen gehalten wurden, festgestellt, daß die Belichtung einen großen Einfluß auf die Dauer des Ueberlebens ausübt. Brandt glaubte jedoch, daß die Tiere nur unter solchen absonderlichen, normalerweise niemals vorkommenden Bedingungen von ihrem Chlorophyllgehalt einen Vorteil haben, eine Anschauung, die wir bereits im vorangehenden Abschnitte widerlegt haben (vgl. p. 41). Tatsächlich haben auch die direkten Untersuchungen des Gaswechsels von Actinien durch Bohn und besonders durch Trendelenburg eine Beeinflussung desselben durch die Belichtung bei den mit Chlorophyll versehenen Tieren dargetan, aus welcher hervorgeht, daß sowohl die O_2-Zufuhr wie die CO_2-Entfernung durch die assimilatorische Tätigkeit des Pigments dem Gaswechsel des Tierkörpers zugute kommt.

Literatur.

Poriferen und Cölenteraten.

1. **Bethe, A.**, *Die Bedeutung der Elektrolyten für die rhythmischen Bewegungen der Medusen. 2. Teil. Pflügers Arch., Bd. 127 (1909), p. 219.*
2. **Bohn, G.**, *De l'influence de l'oxygène dissous sur les réactions des Actinies. Quelques remarques à propos des communications de M. Piéron. Compt. rend. Soc. Biol., T. 64 (1908) p. 1087. — L'épanouissement des Actinies dans les milieux asphyxiques. Ebenda, T. 65 (1908), p. 317.*
3. — *L'assimilation pigmentaire chez les Actinies. Compt. rend. Acad., T. 147 (1908), p. 689.*
4. **Brandt, K.**, *Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. 2. Artikel. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 4 (1883), p. 191.*
5. **Chun, C.**, *Zur Morphologie der Siphonophoren. Zool. Anz., Bd. 10 (1887), p. 511, 529, 557, 574.*
6. — *Bericht über eine nach den Kanarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. Sitz.-ber. d. K. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin, Bd. 44 (1888), p. 1145.*
7. — *Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. 2, K. b., p. 45.*
8. — *Ueber den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verhandl. d. Deutsch. zool. Ges. 7. Jahresvers., 1897, p. 48.*
9. — *Ueber den Exkretionsporus an der Pneumatophore von Physophora. Zool. Anz., Bd. 21 (1898), p. 309.*
10. **Friedenthal, H.**, *Ueber die Reaktion des Blutserums der Wirbeltiere und die Reaktion der lebendigen Substanz im allgemeinen. 2. Teil. Zeitschr. f. allg. Physiol., Bd. 4 (1904), p. 44.*
11. **v. Fürth, O.**, *Vergleichende chemische Physiologie, Jena 1903.*
12. **Geddes, P.**, *On the nature and functions of the „yellow cells" of Radiolarians and Coelenterates. Proc. Roy. Soc. Edinburgh 1882, p. 377 — auch in Arch. d. Zool. exp., T. 10 (1882), Notes et Revue, p. XXVIII.*
13. **Haeckel, E.**, *Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren, Utrecht 1869.*
14. — *Report on the Siphonophorae collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Voyage of Challenger, Zool., Vol. 38 (1888).*
15. **Keferstein, W. und Ehlers, E.**, *Zoologische Beiträge, Leipzig 1861, p. 3 f.*
16. **Krukenberg, Fr. W.**, *Vergleichend-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Respirationsvorgänge. Vergl.-physiol. Studien, 1. Reihe, 3. Abt., p. 116 f.*
17. **Lankester, E. Ray**, *On the chlorophyll-corpuscles and amyloid deposits of Spongilla and Hydra. Quart. Journ. microsc. Science, Vol. 22 (1882), p. 229 (238).*
18. **Mac Munn, C. A.**, *Researches on myohaematin and the histohaematin. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 177 (1886), p. 267.*

19. **de Merejkowski, C.**, *Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. Compt. rend. Acad., T. 93 (1881), p. 1029.*
20. **Piéron, H.**, *De l'influence de l'oxygène dissous sur le comportement des invertébrés marins. Compt. rend. Soc. Biol., T. 64 (1908), p. 886, 955, 1020, 1061, 1161.*
21. **de Quatrefages, A.**, *Mémoire sur l'organisation des Physalies (Physalia). Ann. d. Sciences nat. (4) Zool., T. 2 (1854), p. 107.*
22. **Schloesing, Th. fils et Richard, I.**, *Recherche de l'argon dans les gaz de la vessie natatoire des poissons et des Physalies. Compt. rend. Acad., T. 122 (1896), p. 615.*
23. **Schneider, K. C.**, *Mitteilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen. Zool. Anz., Bd. 21 (1898), p. 51, 73, 114, 153, 185.*
24. **Schulze, F. E.**, *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. 4. Mitteil.: Die Familie der Aplysiniden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878), p. 379 (387).*
25. **Trendelenburg, W.**, *Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Alge und Tier. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1909, p. 42.*
26. **Winterstein, H.**, *Wärmelähmung und Narkose. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 323 (330).*
27. **Woltereck, R.**, *Ueber die Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. 7 (1904), Festschr. f. Weismann, p. 347.*
28. — *Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 82 (1905), p. 611.*

IV. Echinodermen.

Verschiedene gelegentliche Angaben sprechen dafür, daß das Atmungsbedürfnis der Echinodermen im allgemeinen ein ziemlich beträchtliches ist[1]). So hat z. B. BAGLIONI (1) das große Sauerstoffbedürfnis von *Echinus microtuberculatus* hervorgehoben. Da nun im Gegensatz zu den im vorangehenden besprochenen Organismen die meisten Echinodermen von einem dicken Kalkpanzer umhüllt sind, der den Gasaustausch durch die gesamte Körperoberfläche jedenfalls bedeutend einschränken muß, so wäre hier eine deutliche Ausbildung spezifischer Atmungsorgane zu erwarten. Allein unsere Kenntnisse über die Lokalisation der Atmung bei den Echinodermen sind, wenn wir von der Gruppe der Holothurien absehen, bisher äußerst dürftig und beruhen fast ausschließlich auf anatomisch-physiologischen Betrachtungen, denen eine experimentelle Grundlage fehlt. — Zunächst einige allgemeine Vorbemerkungen:

Bei sämtlichen Echinodermen sind drei Arten von mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraumsystemen zu unterscheiden: die Leibeshöhle, das Wassergefäßsystem und das Blutgefäßsystem. Was zunächst die als „Blutgefäßsystem" bezeichneten lakunären Gewebsräume anlangt, so ist ihre Bedeutung am allerwenigsten geklärt. Irgendwelche Beziehungen zu der äußeren Atmung scheinen nirgends zu bestehen und auch solche zu der inneren sind fraglich, da keine sicheren Anhaltspunkte für das Vorhandensein einer regulären Strömung gegeben sind.

Leibeshöhle und „Wassergefäßsystem" wurden früher für Hohlräume gehalten, welche mit dem Seewasser in offener Kommunikation stehen und mit solchem erfüllt sein sollten. Die späteren Unter-

1) Die wenigen über die Größe des Gaswechsels der Echinodermen vorliegenden Untersuchungen lassen diesbezüglich keine Schlußfolgerung zu, da bei wirbellosen Tieren infolge der außerordentlichen Verschiedenheit des Gehalts an unorganischen Substanzen Angaben, die auf das Gesamtgewicht oder auch auf das Trockengewicht bezogen sind, keine vergleichbaren Werte liefern.

suchungen haben gelehrt, daß diese Annahme irrig ist. Die Leibeshöhle fast aller Echinodermen ist vollständig geschlossen. Nur bei den Crinoideen scheint eine Kommunikation durch zahlreiche den Kelch durchsetzende Porenkanälchen sichergestellt zu sein. Auch die chemischen Untersuchungen haben gelehrt, daß die Perivisceralflüssigkeit kein Wasser, sondern eine leicht eiweißhaltige Flüssigkeit darstellt, die überdies auch zahlreiche geformte Bestandteile enthält. Daraus folgt, daß die Leibeshöhle nur indirekt eine respiratorische Bedeutung besitzen kann, indem ihr Inhalt — durch den Schlag der die Leibeshöhlenwand auskleidenden Wimpern in Bewegung gesetzt — einen Gasaustausch durch die Körperwand zu vermitteln vermag, und daß daher nur jene Ein- und Ausstülpungen der Leibeshöhle als „Atmungsorgane" betrachtet werden dürfen, bei denen die Möglichkeit eines solchen Gasaustausches mit dem äußeren respiratorischen Medium gegeben ist.

Schwieriger ist die Beurteilung für das Wassergefäßsystem. Mit Ausnahme der Crinoideen, deren Wassergefäßsystem nur indirekt auf dem Wege durch die Leibeshöhle, und der Holothurien, deren gleichfalls in die Leibeshöhle sich öffnendes Wassergefäßsystem überhaupt nicht mit dem äußeren Wasser in Verbindung treten kann, ist bei allen Echinodermen durch den von der siebförmigen Madreporenplatte abgeschlossenen Steinkanal die Möglichkeit einer Wasseraufnahme von außen gegeben. Es ist darüber gestritten worden, in welcher Richtung die durch die Wimperzellen des Steinkanals erzeugte Strömung geht. Ludwig (13) hat experimentell nachgewiesen, daß in herausgeschnittenen Stücken des Steinkanals feine Partikelchen (nur solche können die Oeffnungen der Madreporenplatte passieren) in der Richtung von außen nach innen getrieben werden. Auf Grund der Erwägung, daß das Wassergefäßsystem sonst vollständig abgeschlossen ist, und daß das einströmende Wasser doch irgendwohin gelangen muß, hat Hamann (8a) geschlossen, daß gleichzeitig auch eine Strömung in entgegengesetzter Richtung vor sich gehen müsse. Cuénot (2, p. 562 f.) hingegen hat die viel glaubwürdigere Schlußfolgerung gezogen, daß eben, weil das Wassergefäßsystem sonst völlig geschlossen ist, am intakten Tier unter normalen Bedingungen überhaupt keine Strömung zwischen innen und außen stattfindet. Die Berechtigung dieser Schlußfolgerung scheint erwiesen durch die Feststellung, daß auch der Inhalt des Wassergefäßsystems nicht, wie man früher glaubte, in Wasser (daher der Name), sondern wie jener der Leibeshöhle in einer Zellen und gelöstes Eiweiß enthaltenden Flüssigkeit besteht. Daraus folgt, daß auch das Wassergefäßsystem keine direkte respiratorische Bedeutung in dem Sinne besitzen kann, daß etwa in ihm wie in den Tracheen der Insekten das respiratorische Medium selbst in das Innere des Körpers geleitet würde. Sehr wahrscheinlich hingegen kommt seinem Inhalt eine indirekte respiratorische Bedeutung zu, indem dieser entsprechend dem Blute der höheren Tiere als Vermittler des Gasaustausches zwischen den Geweben und den Atmungsorganen fungiert.

Auf Grund dieser allgemeinen Vorbemerkungen können wir jetzt an die Betrachtung der einzelnen Organe herangehen, denen die Rolle von Atmungsorganen zugeschrieben wird.

1. Asteroideen.

Bei den Seesternen zeigt das Integument kleine bläschenförmige Erhebungen oder Papillen, Ausstülpungen der Leibeshöhle, an welchen die Kalkbedeckung des übrigen Körpers fehlt, und die Körperwandung stark verdünnt erscheint, so daß hier offenbar die Möglichkeit eines Gasaustausches gegeben ist (Fig. 6). Diese Papillen werden daher als Atmungsorgane aufgefaßt und als „Kiemenbläschen" oder „Hautkiemen" bezeichnet. Für die Erneuerung der sie erfüllenden Leibeshöhlenflüssigkeit sorgt der ihre Wand auskleidende Wimperbelag, sowie Kontraktionen des gesamten Bläschens, die durch eine dünne in ihrer Wand gelegene Muskelschicht ermöglicht werden. Außer für eine Erneuerung der Flüssigkeit im Innern der Hautkiemen ist bei einigen Arten durch besondere Vorrichtungen auch noch für

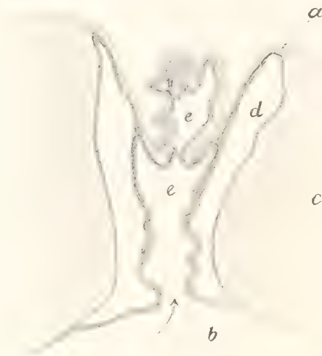


Fig. 6. Längsschnitt durch eine eingezogene Papula von *Asterina exigua*. 110-fach vergr., nach Ludwig aus Hamann (8a). *a* äußeres Körperepithel, *b* Peritonealepithel, *c* Kalkstück der Haut, *d* Hohlraum im Umkreis der Basis der Papula, *e* Innenraum der Papula, der Pfeil bezeichnet die Mündung der Leibeshöhle in die Papula.

eine ständige Erneuerung des sie von außen umspülenden Seewassers gesorgt. Cuénot (2, p. 364) hat bei *Astropecten* und *Luidia* in den Zwischenräumen zwischen den marginalen Platten kurze mit Wimpern besetzte Stacheln gefunden, welche anscheinend die Aufgabe haben, den Hautkiemen durch ihre Bewegungen frisches Wasser zuzuführen. Dieselbe Aufgabe haben wahrscheinlich die sogenannten cribriformen Organe der Porzellanasteriden, das sind mit Wimperepithel versehene Grübchen in den interradialen Winkeln (s. Atmungsmechanik). Mac Bride (15, p. 469 f.) weist darauf hin, daß die Astropectiniden Sandbohrer sind; durch diesen Umstand erklärt sich, warum bei ihnen die sonst über die ganze Körperscheibe verbreiteten Kiemenbläschen auf die dorsale (aborale) Körperfläche beschränkt sind; in der Tat haben diese Tiere die Gewohnheit, wenn sie ruhig im Sande liegen, das Zentrum der aboralen Fläche konisch nach aufwärts zu krümmen, so daß dieser Teil frei von Sand bleibt und seine respiratorische Funktion erfüllen kann. Bei den gleichfalls sandbohrenden Porzellanasteriden ist diese Krümmung der aboralen Fläche direkt durch eine Prominenz ersetzt. Auch der Umstand, daß gerade diese Sandbewohner in den wimpertragenden Stacheln, bzw. den cribriformen Organen eigene Apparate zur Bewegung des Wassers besitzen, kann vielleicht mit dieser Lebensweise und der durch sie bedingten Reduktion der Atemfläche in Zusammenhang gebracht werden. Die Ambulacralfüßchen dürften nach Cuénot wegen der Dicke ihrer

Wandung nur eine untergeordnete Bedeutung für die Atmung besitzen.

2. Ophiurideen.

Während die Atmungsorgane der Seesterne von Ausbuchtungen der Leibeshöhle dargestellt werden, obliegt diese Funktion bei den Schlangensternen wahrscheinlich den mächtigen zur rechten und linken Seite eines jeden Armes gelegenen taschenartigen Einstülpungen des Integuments (im ganzen also 10 an der Zahl), deren äußerst zarte Wand im Innern von einem dichten Wimperepithel bedeckt ist, welches für eine ständige Erneuerung des durch den Tascheneingang eindringenden Wassers sorgt (Fig. 7). Nach Cuénot (2, p. 437 f.) würden überdies durch Hebung und Senkung der Körperscheibe geradezu Atembewegungen (s. d.) ausgeführt; auch sah er bei *Ophiothrix fragilis* und bei *Ophioma scolopendrina* Divertikel dieser Bursae in den Interradialmuskel eindringen, dessen Tätigkeit hier vielleicht auch zur Erneuerung des Wassers beiträgt. Diese Bursae, die auch als Ausführungsgänge der ihnen anliegenden Geschlechts-

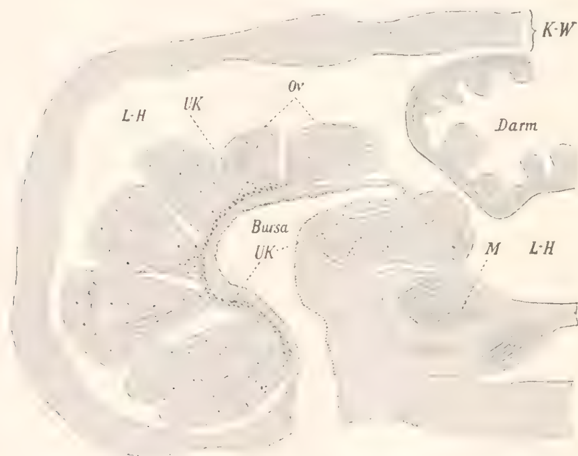


Fig. 7. Längsschnitt durch eine Bursa von *Ophioglypha albida*, nach Hamann (8). *L-H* Leibeshöhle, *Ov* Ovarialsäckchen, *K-W* Körperwand, *Uk* Urkeimzellen.

drüsen dienen, daher auch als Genitaltaschen bezeichnet werden (bei einigen Arten auch für die Brutpflege Verwendung finden) fehlen nur bei *Ophiactis virens*. Ein Ersatz für das Fehlen dieses Organs würde nach Cuénot hier durch die besondere Ausbildung geboten, die das Wassergefäßsystem dieser Tiere aufweist, und die einmal in dem Auftreten sonst nirgends sich findender langer Blindsäcke besteht, die von dem Ringkanal ausgehend sich in die Leibeshöhle begeben, und zweitens in dem Vorkommen roter, nach Angabe Foettingers (4) Hämoglobin enthaltender Blutkörperchen (s. u.).

3. Crinoideen.

Bei den Haarsternen dürfte nach Cuénot (2, p. 436) die wichtigste Rolle bei der Atmung den überaus zarten Tentakeln

zukommen. Auch die von verschiedenen Autoren beobachteten rhythmischen Kontraktionen des Anus, durch welche Wasser aufgenommen und wieder herausgeschleudert wird, sind im Sinne einer respiratorischen Funktion gedeutet worden. Da die sehr eingeschränkte Leibeshöhle hier, wie schon erwähnt, durch zahlreiche Poren mit dem Seewasser kommuniziert, so erscheint hier vielleicht auch die Möglichkeit einer direkten Atmung durch die Leibeshöhle gegeben; für eine energische Bewegung des Inhaltes derselben ist in den Armen durch besondere Wimperkammern Sorge getragen (s. Atmungsmechanik).

4. Echinoideen.

Die Leibeshöhle der Seeigel zerfällt in mehrere Abschnitte. Nur dem den Kauapparat umgebenden Teil, dem Peripharyngeal- (oder Periösophageal-)Sinus, der durch die Laternenmembran gegen die übrige Leibeshöhle völlig abgeschlossen ist, dürfte eine respiratorische Bedeutung zukommen. Bei fast allen regulären Seeigeln zeigt dieser Abschnitt kleine Ausstülpungen, welche nach außen hin als 5 Paar büschelförmige, der Mundhaut aufsitzende Anhänge erscheinen, die wegen ihrer vermutlich respiratorischen Funktion als „äußere Kiemen“ bezeichnet werden (Fig. 8 *p*). Außer diesen 5 äußeren finden sich noch 10 innere, der übrigen Leibeshöhle zuge-

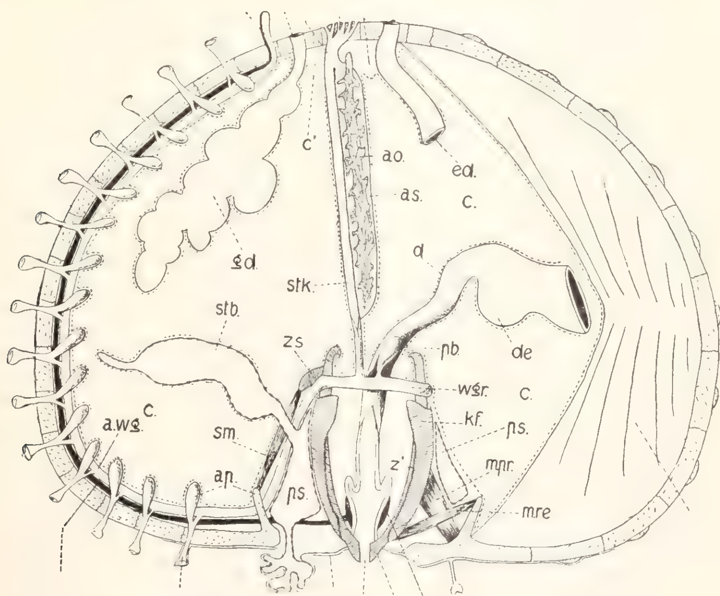


Fig. 8. Halbschematischer senkrechter Schnitt durch einen regulären Seeigel (nach HALLER). Links ambulacral, rechts interambulacral (s. Fig. 138 *yy'*), doch ist an den Mundteilen diese Richtung nicht streng eingehalten. *c* Hauptcölom, *ps* Periösophagealsinus, *p* Papula, *stb* STEWARTsche Blase, *wgr* Wassergefäßring, *pb* POLIsche Blase, *stk* Steinkanal, *ma* Madreporenplatte, *ao* Achsenorgan, *as* Achsensinus und *c* dessen Mündung in den Steinkanal, *awg* Ambulacralschlauch, *af* Füßchen, *ab* Ampulle, *cf* Endfüßchen, *rms* Nervenring, *ams* Ambulacralstrang, *m* Mund, *d* Darm, *ed* Enddarm, *a* After, *gd* eine Genitaldrüse, *z* Zahn, *kf* Kiefer, *zs* Zwischenkiefer, *mh* Mundhaut, *mre* Musculus retractor, *mpr* Musculus protractor, *sm* Oeffner, *ms* Muskelseptum.

kehrte Ausbuchtungen des Sinus, denen in verschiedenem Sinne eine respiratorische Bedeutung zugeschrieben wurde. Von diesen Ausbuchtungen werden die 5 radialen, die bei manchen Arten eine ungewöhnlich große Ausdehnung erlangen können, als Gabelblasen oder Stewartsche Organe (Fig. 8 *stb*), die 5 interradialen, über den Zahnwurzeln befindlichen, als Zahnblasen bezeichnet (in der Figur nicht zu sehen). Die Gabelblasen wurden früher und werden vielfach noch heute „innere Kiemen" genannt; diese Deutung, die offenbar nur einen Sinn haben konnte, solange man an eine offene Kommunikation der Leibeshöhle mit dem Seewasser glaubte, ist vollkommen unberechtigt, da durchaus nicht einzusehen ist, auf welche Weise sie die Funktion von Kiemen sollten erfüllen können. Wenn sie, was sehr zweifelhaft ist, überhaupt in irgendwelcher Beziehung zur Atmung stehen, so könnte ihnen höchstens eine mechanische Aufgabe zufallen (v. Uexküll [25] s. Atmungsmechanik).

Außer der Leibeshöhle ist auch dem Wassergefäßsystem eine respiratorische Funktion zugewiesen worden. Nach Hamann (8) würden die 5 von dem Ringkanal ausgehenden Bläschen, die meist (aber nach Hamann mit Unrecht) mit den gleichartig gelegenen Gebilden der übrigen Echinodermen homologisiert und als Polische Blasen bezeichnet werden (Fig. 8 *pb*) geradezu die Bedeutung einer „Lunge" besitzen, indem das aus dem Steinkanal eindringende frische Seewasser die in den Hohlraum dieser Bläschen hineinragenden zottenförmigen Gebilde umspülen und mit der in den Zotten zirkulierenden Blutflüssigkeit in Gasaustausch treten würde. Da aber, wie bereits in den Vorbemerkungen ausgeführt, im „Wassergefäßsystem" kein Seewasser zirkuliert, und auch von einer regulären Zirkulation der in dem „Blutgefäßsystem" enthaltenen Flüssigkeit nichts Sicheres bekannt ist, so erscheint dieser Behauptung jede Grundlage entzogen. Dagegen ist es wahrscheinlich, daß dem Wassergefäßsystem der Seeigel eine indirekte respiratorische Bedeutung in dem früher erwähnten Sinne zukommt, wobei dann als Organe des Gasaustausches die Ambulacralfüßchen zu betrachten wären, in denen Perrier (19) das Vorhandensein einer durch Wimperschlag erzeugten Flüssigkeitsströmung beobachtete. Allgemein wird eine solche respiratorische Funktion den zarten, schon von Johannes Müller als „kiemenartig" bezeichneten dorsalen Pedicellen zugeschrieben, die sich bei den der äußeren Mundkiemen entbehrenden irregulären Seeigeln finden. Nach Perrier soll auch der Darm als Atmungsorgan fungieren. Er beobachtete, daß bei Seeigeln, die in mit Fuchsin gefärbtes Seewasser gesetzt werden, in sehr kurzer Zeit eine Färbung des Oesophagus und des Nebendarms eintritt. Es werden also größere Wassermengen aufgenommen und zum Teil wenigstens durch den Nebendarm geleitet. Die Aufgabe des Nebendarms (oder Darmsiphons), dieses eigenartigen Nebenweges, der den Endteil des Oesophagus mit der letzten Darmwindung verbindet, würde nach Perrier darin bestehen, dieser letzteren frisches, nicht mit Nahrungsbestandteilen vermischtes Seewasser zuzuführen, das durch die dünne Darmwand mit der durch das Wimperepithel in Bewegung gesetzten Periviseralflüssigkeit in Gasaustausch treten würde.

5. Holothurioideen.

Die meisten Seewalzen sind ausgezeichnet durch besondere im Dienste der Atmung stehende Gebilde, die als Wasserlungen (baumförmige Organe, Kiemenbäume) bezeichnet werden. Diese bestehen für gewöhnlich aus zwei Hauptstämmen, die entweder getrennt oder zu einem kurzen gemeinschaftlichen Stamme vereinigt aus dem oralen Ende der Kloake ihren Ursprung nehmen und weit, oft bis in das vordere Körperende, in die Leibeshöhle hineinragen. Von diesen beiden Hauptstämmen gehen zahlreiche Seitenäste ab, die sich mehrfach weitergabelnd ein baumförmiges Gebilde aufbauen, dessen feinste Verzweigungen, wie heute wohl allgemein angenommen wird, blind endigen (Fig. 9). Die Wandungen der Wasserlunge sind mit einer Muskelschicht versehen und an der gegen die Leibeshöhle, mitunter auch an der gegen das Seewasser zugekehrten Fläche mit einem Wimperepithel bedeckt. Durch rhythmische Atembewegungen (s. Atmungsmechanik) wird für eine Erneuerung des von der Kloake her eindringenden Seewassers Sorge getragen.

Der erste, der über die Funktion dieses interessanten Organs eingehendere Untersuchungen anstellte, war Tiedemann (24). Er sah bei *Holothuria tubulosa* 1—3 mal in der Minute eine Einatmung und Ausatmung stattfinden, welche letztere durch die Kontraktion des ganzen Tieres wie der muskulösen Wandungen des Respirationsorganes herbeigeführt, so kräftig erfolgte, daß das Wasser herausspritzte. Wurde das Tier gereizt, so zog es sich zusammen und die Atmung unterblieb, um nach 2—4 Minuten wieder einzusetzen. Wurde das Tier durch öfteres Reizen längere Zeit, etwa 15 Minuten, im zusammengezogenen Zustande erhalten, so wurde es, wahrscheinlich infolge der Störung des Atmungsvorganges, unruhig und krümmte sich nach allen Seiten. Von besonderem Interesse ist die Angabe Tiedemanns, daß wenn sich mehrere Holothurien längere Zeit in einem Gefäß mit Wasser befanden, das sich durch die abgegangenen Exkremente getrübt hatte, die Tiere den hinteren Teil des Körpers an die Oberfläche des Wassers brachten und durch die Mündung der Kloake Luft atmeten; in reinem Wasser hörte die Luftatmung wieder auf. Wurde das Tier in nicht erneuertem Wasser einen Tag lang aufbewahrt, so blieb es nach häufiger Luftatmung schließlich mit ausgestreckten Tentakeln und Füßchen tot liegen. Wurde der hintere Teil des Körpers mit einem Faden unterbunden, so starb das Tier schon nach einigen Stunden.

Diese merkwürdigen Beobachtungen Tiedemanns über das Auftreten einer analen Luftatmung sind neuerdings durch Winterstein (27) nachgeprüft und vollkommen bestätigt worden. Er konnte feststellen, daß in der Tat ungünstige Atmungsbedingungen (und zwar Sauerstoffmangel, nicht CO_2-Anhäufung) ein zeitweises Emporstrecken der Kloake über den Wasserspiegel und eine Aufnahme von Luft in den Enddarm veranlassen. Die Sektion solcher Tiere bei intensivster Luftatmung ergab, daß es sich hierbei nicht um eine „Luftatmung" in dem Sinne handelt, daß etwa Luft in die Wasserlunge aspiriert würde. Die aufgenommene Luft bleibt vielmehr in der Kloake und dient zur Durchlüftung des stets gleichzeitig oder zwischendurch mit aufgenommenem Atemwassers, welches die Lunge ventiliert. Dieses offenbar überaus zweckmäßige Verfahren, für die Atmung ungeeignetes Wasser mit atmosphärischer Luft durchzuschütteln, wird

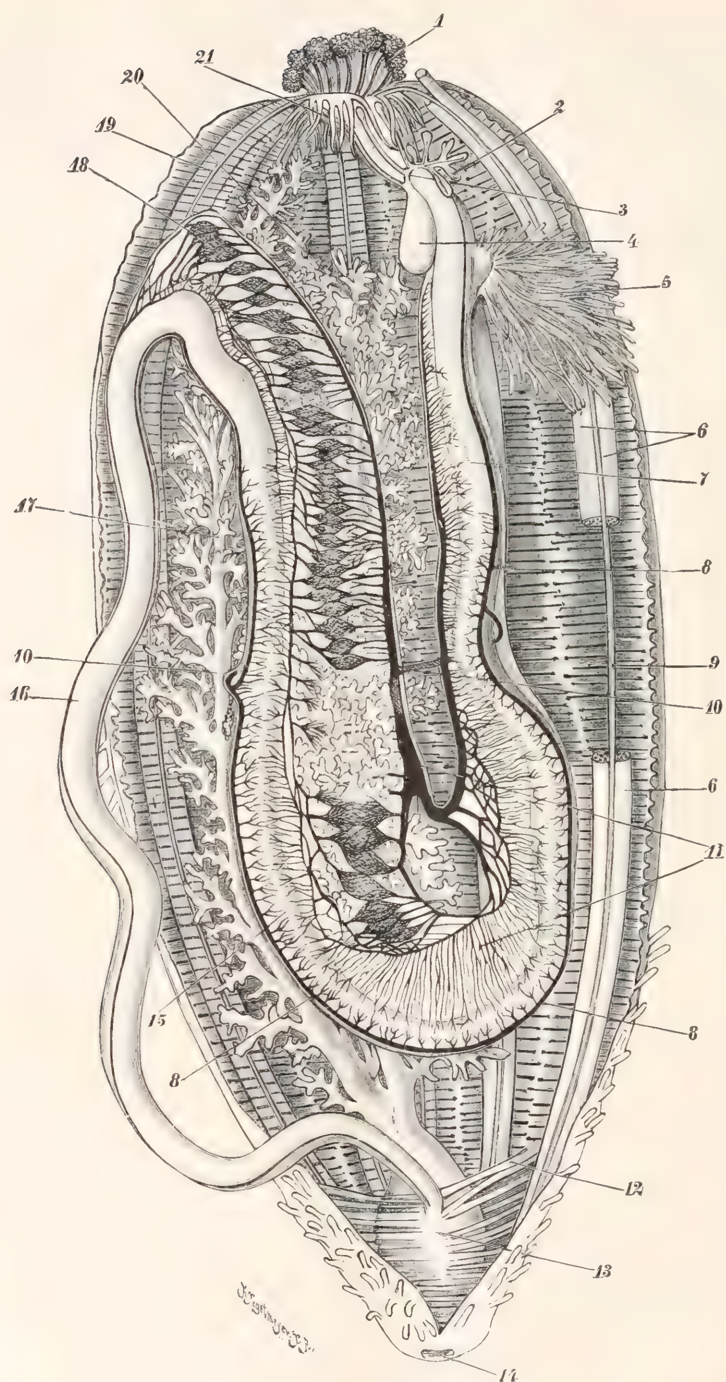


Fig. 9.

Fig. 9. Organisation von *Holothuria tubulosa*. Das Blutgefäßsystem schwarz. *1* Mundtentakel, *2* Steinkanäle, *3* Wassergefäßring, *4* POLIsche Blase, *5* Gonade, *6* Längsmuskeln, *7* vorderer Darmschenkel, *8* ventrales Darmgefäß, *9* radiales Wassergefäß, *10* Gefäßanastomose, *11* dorsales Darmgefäß, *12* Fäden und Stränge (muskulöser und bindegewebiger Natur), welche die Kloake an der Leibeswand befestigen, *13* Kloake, *14* Kloakenöffnung (Anus), *15* mittlerer Darmschenkel, *16* hinterer Darmschenkel, *17* rechter Kiemenbaum, *18* Wundernetze, *19* Radialkanal des Wassergefäßsystems, *20* linker Kiemenbaum, *21* Fühlerampullen. Nach MILNE EDWARDS und CARUS aus LANG.

uns auch bei anderen Tierklassen (Insekten, Fischen) noch begegnen; es erscheint aber hier besonders wunderbar, weil es eine ganz abnorme, unter gewöhnlichen Bedingungen niemals zu beobachtende Haltung des Tieres zur Voraussetzung hat und überdies bei Tieren auftritt, die in einem recht gleichmäßig mit Sauerstoff versorgten Medium leben, und daher unter natürlichen Verhältnissen kaum jemals Veranlassung haben dürften, zu einer solchen „Notatmung" ihre Zuflucht zu nehmen.

SEMPER (23) hat an den Spitzen der letzten Aestchen der Wasserlungen feine, von einer Art Muskelsphinkter umgebene Oeffnungen zu sehen geglaubt und deutete auch den Verlauf der Atembewegungen zugunsten des Bestehens einer Kommunikation zwischen Leibeshöhle und Wasserlunge, durch welche das Seewasser bei der Einatmung bis in die Leibeshöhle gelangen und bei der Ausatmung wieder herausgedrückt würde. Aus dem Umstande, daß SEMPER kleine parasitäre Krebse stets nur im rechten Kiemenbaum fand, schloß er ferner, daß das Wasser bei der Einatmung teils in die rechte Lunge, teils in den Darm, nicht aber in die linke Lunge eintrete, die vielleicht bei der Exspiration für den Durchtritt des Wassers aus der Leibeshöhle diene. SEMPER selbst erwähnt jedoch bereits, daß alle seine Versuche, von den Wasserlungen aus die Leibeshöhle zu injizieren, vollständig fehlschlugen, und die überwiegende Mehrzahl der späteren Forscher hat das Vorhandensein irgendwelcher Lücken in der Wand der Wasserlungen in Abrede gestellt, womit der (auch durch die Beschaffenheit der Periviszeralflüssigkeit widerlegten) seltsamen Anschauung SEMPERS der Boden entzogen ist.

Bei einigen Molpadiiden (*Trochostoma* und *Caudina*) findet sich ein Schwanz, der nichts anderes ist, als das stark in die Länge gezogene hintere Körperende. Seine Ausbildung steht anscheinend mit der Lebensweise in Zusammenhang, denn nach MAC BRIDE (15, p. 575) graben diese Tiere sich in den Sand ein und strecken nur den Schwanz heraus, um so ihre Wasserlungen ventilieren zu können.

Nachdem schon SEMPER auf die Möglichkeit einer exkretorischen Funktion der Wasserlungen hingewiesen hatte, ist diese später von mehreren Forschern (DANIELSSEN und KOREN, 3 u. a.) in den Vordergrund geschoben und die respiratorische Bedeutung zum Teil sogar völlig in Abrede gestellt worden. Aber durch den Nachweis einer exkretorischen Tätigkeit wird natürlich in keiner Weise das Bestehen einer respiratorischen Funktion ausgeschlossen, die schon durch die Beobachtung der rhythmischen Erneuerung des Seewassers und der bei O_2-Mangel auftretenden Luftaufnahme völlig sichergestellt erscheint. WINTERSTEIN (27) hat den Anteil der Wasserlungen am respiratorischen Gaswechsel direkt zu bestimmen gesucht, indem er die Größe des Sauerstoffverbrauches unter normalen Bedingungen und nach Ausschaltung der analen Atmung (durch Ueberstülpen einer dünnen

Gummikappe) maß. Es zeigte sich, daß etwa 50—60 Proz. der gesamten O_2-Aufnahme durch die Wasserlunge bewirkt werden.

Die Ambulacralfüßchen der Holothurien hält HÉROUARD (10) auf Grund ihrer anatomischen Beschaffenheit nicht für geeignet einen regeren Gausaustausch zu vermitteln, wohl aber die in ihrem Inneren mit lakunärem Gewebe erfüllten Tentakeln. WINTERSTEIN beobachtete, daß unter den Bedingungen des O_2-Mangels zunächst (noch vor Eintritt der analen Notatmung) der ganze Körper gestreckt, die Tentakeln maximal entfaltet und die Mundöffnung rhythmisch geöffnet und geschlossen wird. Die beiden ersten Momente bezwecken offenbar einer Vergrößerung der gesamten respiratorischen Oberfläche des Integuments, das letztgenannte scheint im Dienste einer Schlundatmung zu stehen. Daß jedoch weder einer solchen noch der Expansion der Tentakeln eine größere respiratorische Bedeutung zukommen kann, geht daraus hervor, daß die Ausschaltung der ganzen Kopfatmung (durch Ueberstülpen einer Gummikappe) weder beim normalen Tier, noch bei solchen mit ausgeschalteter Lungenatmung eine Veränderung des Gaswechsels herbeiführte.

Nach SEMPER (23, p. 107) würde das durch die Kloake eintretende Wasser nicht bloß in die Wasserlunge, sondern auch in den Darm gelangen. Da nun bei manchen Holothurien im mittleren Darmabschnitte sichelförmige Falten auftreten, die von zahlreichen feinen Blutgefäßen durchsetzt werden, hat SEMPER diesen quergestellten Blätterreihen eine respiratorische Funktion zugeschrieben und sie als „innere Kieme“ bezeichnet. Er gibt an, bei der sehr durchsichtigen *Haplodactyla pellucida* am lebenden Tier ein Eindringen des Wassers in den allmählich sich immermehr aufblähenden Darm „bis dicht an den Magen“ beobachtet zu haben. Nach DANIELSSEN und KOREN (3) hingegen würden die Darmfalten lediglich im Dienste der Resorption stehen. Auch eine Beobachtung von WINTERSTEIN, der bei einer Holothurie, die ihre Eingeweide mit Ausnahme der einen Lunge ausgestoßen hatte, einen normalen O_2-Verbrauch fand, spricht gegen eine größere respiratorische Bedeutung des Darmes.

Der Gruppe der Synaptiden fehlen besondere Atmungsorgane. QUATREFAGES (21), der eine Kommunikation der Leibeshöhle mit dem Seewasser durch zahlreiche feine Oeffnungen im vorderen Körperabschnitte beobachtet haben wollte, glaubte, daß hier die ganze Leibeshöhle den Wasserlungen der übrigen Holothurien entspreche und, häufig mit frischem Seewasser erfüllt, als Atmungsorgan fungiere. Von den späteren Beobachtern hat keiner diese Oeffnungen der Leibeshöhle zu finden vermocht. Ihre respiratorische Bedeutung ist also auch hier wohl eine indirekte, indem der Gasaustausch zwischen dem Seewasser und der durch stark ausgebildete Wimperkammern in lebhafte Bewegung versetzten Leibeshöhlenflüssigkeit einfach durch die zarte, einer Kalkbedeckung völlig entbehrende Körperwand erfolgt. Auch den Tentakeln der Synaptiden würde nach QUATREFAGES wegen der Weite ihrer Hohlräume und der geringen Dicke ihrer Wandung eine große respiratorische Bedeutung zukommen. Auch SEMON (22), der in diesen Tentakeln eine außerordentlich lebhafte, durch Wimperzellen erzeugte Zirkulation beobachtete, hält ihre respiratorische Funktion für mindestens ebenso wichtig wie ihre lokomotorische.

Respiratorische Bedeutung der Farbstoffe.

Ein Vorhandensein respiratorischer Farbstoffe ist bei den Echinodermen bisher nicht erwiesen. GEDDES (6) hat in der Periviszeralflüssigkeit sämtlicher Echinoideen und mancher Holothurien die Existenz braunroter Körperchen beschrieben, die beim Stehen an der Luft eine schmutzig-braune und später grünliche Farbe annehmen und im Vakuum ihre ursprüngliche Färbung wieder gewinnen sollen; eine Gasanalyse der Periviszeralflüssigkeit gelang ihm nicht. Bald darauf hat FOETTINGER (4) mitgeteilt, daß die in dem Wassergefäßsystem von *Ophiactis virens* enthaltene, rote Körperchen führende Flüssigkeit bei spektroskopischer Untersuchung die Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins zeigt, woraus er auf ihre respiratorische Bedeutung schloß. KRUKENBERG (12, p. 93f.) hat in der Leibeshöhlenflüssigkeit und im Wassergefäßsystem von *Cucumaria Planci* einen aus verklebten Rundzellen zusammengesetzten Bodensatz beobachtet, der nach einiger Zeit dunkelgrün wurde, also die gleichen Veränderungen zeigte wie das von GEDDES beschriebene Pigment. Eine respiratorische Bedeutung schien nach KRUKENBERG ausgeschlossen. Er bestritt auch entschieden die Berechtigung, den von FOETTINGER beobachteten Farbstoff mit dem Hämoglobin zu identifizieren, und glaubte, daß es sich auch hier um den das gleiche Pigment wie in den übrigen Fällen gehandelt habe. Auch PREYER (20) schloß sich den Zweifeln KRUKENBERGS an, da es ihm nicht gelang, Häminkristalle aus dem Farbstoff von *Ophiactis* darzustellen, dessen respiratorische Bedeutung ihm gleichfalls unwahrscheinlich erschien. HOWELL (11) behauptete in der Periviszeralflüssigkeit einer Holothurie spektroskopisch Hämoglobin nachgewiesen zu haben. MAC MUNN (16) hat in dem aus der Periviszeralflüssigkeit von Echinoideen sich ausscheidenden „Gerinnsel" (soll richtiger wohl heißen: agglutinierten Zellmasse) ein von ihm als „Echinochrom" bezeichnetes Pigment beschrieben, dessen Farbe aus blaßrot oder leicht violett an der Luft in braunrot übergeht. In diesem Zustande zeigte das Pigment ein charakteristisches Spektrum. GRIFFITH (7) will die Beobachtung MAC MUNNS bestätigt und eine chemische Verwandtschaft des Farbstoffes mit dem Hämoglobin festgestellt haben(?). — Es ist mehr als wahrscheinlich, daß alle Beobachter das gleiche Pigment gesehen und zum Teil sein Spektrum auf Grund ungenauer Beobachtungen mit dem des Hämoglobins identifiziert haben. Für die Annahme einer respiratorischen Bedeutung desselben liegt nicht die geringste Veranlassung vor.

Schon eine von MOURSON und SCHLAGDENHAUFFEN (18) ausgeführte Gasanalyse der Leibeshöhlenflüssigkeit von *Strongylocentrotus lividus* hatte nur einen sehr geringen O_2-Gehalt ergeben. CUÉNOT (2a) fand den O_2-Gehalt der mit Luft gesättigten Periviszeralflüssigkeit bei *Strongylocentrotus lividus* gleich 0,5 Proz., WINTERSTEIN (26) bei *Sphaerechinus granularis* und *Strongylocentrotus lividus* zu 0,52—0,63 Proz., mithin das O_2-Bindungsvermögen nicht größer als das des Seewassers. Die Größe des O_2-Druckes fand FREDERICQ (5) mit der mikrotonometrischen Methode von KROGH bei *Holothuria Poli* zu 11—12,8, bei *Holothuria tubulosa* zu 1—5,4, bei *Strongylocentrotus lividus* zu 2,6 und bei *Sphaerechinus granularis* zu 2,8—5,9 Atm. Der CO_2-Druck war in allen diesen Versuchen kleiner als 1 Proz. des Atmosphärendruckes.

Auch das Integument der Echinodermen enthält vielfach sehr lebhafte Farbstoffe. MAC MUNN (17) stellte bei einigen die Anwesen-

heit von Hämatoporphyrin fest. Bei *Astropecten aurantiacus* fand HEIM (9) das von MEREJKOWSKI (vgl. p. 49) beschriebene Lipochrom und ein von einer Alge herrührendes violettes Pigment. Eine respiratorische Bedeutung würde keinem von beiden zukommen, denn die nach SCHÜTZENBERGER titrierte wäßrige Emulsion zeigte keinen größeren O_2-Gehalt als Seewasser.

Literatur.

Echinodermen.

1. **Baglioni, S.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 515 (426).*
2. **Cuénot, L.**, *Études morphologiques sur les Échinodermes. Arch. de Biol., T. 11 (1891), p. 313—680.*
2a. — *La valeur respiratoire du liquide cavitaire chez quelques invertébrés. Trav. de Labor. Stat. zool. d'Arcachon, 1900/01, p. 107.*
3. **Danielssen, D. C.**, *and* **Koren, J.**, *Holothurioidea, The Norwegian North-Atlantic Expedition 1876—78, Christiania 1882.*
4. **Foettinger, A.**, *Sur l'existence de l'hémoglobine chez les échinodermes. Arch. de Biol., T. 1 (1880), p. 405; auch in: Bull. Acad. Roy. Belgique, (2) T. 49 (1880), p. 402.*
5. **Fredericq, L.**, *La théorie de la diffusion suffit à expliquer les échanges gazeux de la respiration. Arch. internat. de Physiol., T. 10 (1911), p. 391.*
6. **Geddes, P.**, *Observations sur le fluide périviscéral des oursins. Arch. Zool. expér., T. 8 (1879/80), p. 483.*
7. **Griffiths, A. B.**, *Sur l'échinochrome: un pigment respiratoire. Compt. rend. Acad., T. 115 (1892), p. 419.*
8. **Hamann, O.**, *Beiträge zur Histologie der Echinodermen, Heft 3, Jena 1887; auch in: Jena. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 21 (1887), p. 87.*
8a. — *Echinodermen. Bronns Klass. u. Ordn., Bd. 2, Abt. 3 (1901—04).*
9. **Heim, F.**, *Sur les pigments tégumentaires de l'Astropecten aurantiacus. Compt. rend. Soc. Biol., T. 43 (1891), p. 837.*
10. **Hérouard, E.**, *Recherches sur les Holothuries des côtes de France. Arch. Zool. expér., (2) T. 7 (1889), p. 535.*
11. **Howell, W. H.**, *The presence of haemoglobine in the Echinoderms. John Hopkins University Circulars, Vol. 5 (1885), p. 5.*
12. **Krukenberg, Fr. W.**, *Zur vergleichenden Physiologie der Lymphe etc. Vergl.-physiol. Studien, 2. Reihe, 1. Abt. (1882), p. 87.*
13. **Ludwig, H.**, *Ueber die Funktion der Madreporenplatte und des Steinkanals der Echinodermen. Zool. Anz., Bd. 13 (1890), p. 377.*
14. — *Echinodermen. Bronns Klass. u. Ordn., Bd. 2, Abt. 3 (1889—92).*
15. **Mac Bride, E. W.**, *Echinodermata. The Cambridge natural History, Vol. 1, London 1906.*
16. **Mac Munn, C. A.**, *On the chromatology of the blood of some invertebrates. Quart. Journ. micr. Science, Vol. 25 (1885), p. 469.*
17. — *On the presence of haematoporphyrin in the integument of certain invertebrates. Journ. of Physiol., Vol. 7 (1886), p. 241.*
18. **Mourson, J.**, *et* **Schlagdenhauffen, F.**, *Nouvelles recherches chimiques et physiologiques sur quelques liquides organiques. Compt. rend. Acad., T. 95 (1882), p. 791.*
19. **Perrier, E.**, *Recherches sur l'appareil circulatoire des oursins. Arch. Zool. expér., T. 4 (1875), p. 605.*
20 **Preyer, W.**, *Ueber die Bewegungen der Seesterne. Mitt. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 7 (1886/87), p. 31.*
21. **de Quatrefages, A.**, *Mémoire sur la Synapte de Duvernay. Ann. d. Sciences nat., (2) Zool., T. 17 (1842), § 5, p. 61.*
22. **Semon, R.**, *Beiträge zur Geschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. 1. Mitt. Mitt. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 7 (1886/87), p. 272 (283).*
23. **Semper, C.**, *Reisen im Archipel der Philippinen, 2. Teil, Bd. 1, Holothurien, Leipzig 1867.*
24. **Tiedemann, F.**, *Anatomie der Röhrenholothurie etc., Landshut 1816, p. 11.*
25. **v. Uexküll, J.**, *Ueber die Funktion der Polischen Blasen am Kauapparat der regulären Seeigel. Mitt. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 12 (1897), p. 463.*

26. **Winterstein, H.**, *Zur Kenntnis der Blutgase wirbelloser Seetiere. Biochem. Ztschr., Bd. 19 (1909), p. 384 (407/8).*
27. — *Ueber die Atmung der Holothurien. Arch. di Fisiol., Vol. 7 (1909), p. 33.*
(Bezüglich der anatomischen Angaben sei verwiesen auf Cuénot, 2; Hamann, 8a; Ludwig, 14, und Mac Bride, 15.)

V. Würmer.

Im Stamme der Würmer begegnen wir vielfach besonderen Atmungsorganen (Kiemen); doch kommen sie nur bei einem Teile der Anneliden zur Ausbildung, in allen übrigen Fällen erscheint der Gasaustausch auch hier als eine Nebenfunktion eines oder mehrerer Organsysteme.

1. Plathelminthen, Nemathelminthen und Rotatorien.

Bei den kleinen Turbellarien erfolgt die Atmung durch die Oberfläche des Körpers, dessen Wimperkleid für eine stetige Erneuerung des Wassers Sorge trägt. Aber auch das Gastrovascularsystem dürfte eine große respiratorische Bedeutung besitzen; hierfür spricht der Umstand, daß auch die Wand des Verdauungskanals mit Cilien besetzt ist, sowie daß peristaltische, zu einer Aufnahme und Abgabe von Wasser führende Bewegungen an ihm zu beobachten sind (v. Graff, 18). Bei *Thysanozoon Brochii* finden sich Papillen, in welche Auswüchse der Darmäste hineinragen, denen vielleicht eine respiratorische Bedeutung zukommt (Gamble, 16). Die bei Turbellarien häufige Symbiose mit Algen bietet die Möglichkeit, auch den bei der Assimilation frei werdenden Sauerstoff für die Atmung zu verwenden, analog den bei anderen Tierklassen erörterten Erscheinungen. Eine im Licht erfolgende O_2-Produktion bei Chlorophyll führenden Planarien ist bereits von Geddes (17) beschrieben worden.

Lang (27, p. 151) hat die Ansicht geäußert, daß dem den Körper der Plathelminthen durchziehenden feinen Kanalsystem, dem sogenannten „Wassergefäßsystem“, neben seiner allgemein angenommenen exkretorischen Funktion auch eine respiratorische zukomme, indem die diese Kanäle erfüllende klare Flüssigkeit vielleicht von außen aufgenommenes Wasser darstelle. Diese Ansicht erscheint jedoch kaum begründet, um so weniger, als auch anoxybiotisch lebende Entoparasiten ein ebenso gut entwickeltes Wassergefäßsystem besitzen. Diese letzteren, zu denen viele Trematoden, fast alle Cestoden und auch ein Teil der Nemathelminthen gehören, benötigen keinerlei im Dienste des Gaswechsels stehende Einrichtungen, da eine Aufnahme von Sauerstoff nicht erfolgt und auch eine rasche Ausscheidung der Kohlensäure nicht notwendig erscheint; denn die Darmparasiten sind, wie aus den Beobachtungen Weinlands (39) an Ascariden hervorgeht, dem hohen CO_2-Druck der Umgebung so sehr angepaßt, daß dieser sogar ein Optimum der Existenzbedingungen darstellt.

Die mit einem Wimperkleid versehenen frei im Wasser lebenden Larven der später parasitischen Plathelminthen und Nemathelminthen, ebenso wie die dauernd frei lebenden Nemertinen, Anguilluliden und Chätognathen sind auf diffuse Hautatmung angewiesen.

Bei den Nemertinen finden sich fast ausnahmslos eigenartige, als „Seitenorgane“ oder auch als „Cerebralorgane“ bezeichnete Gebilde, denen früher eine respiratorische Funktion zugeschrieben

wurde. Es sind dies mit Wimperepithel versehene Grübchen am vorderen Ende des Tieres, die bei den Schizonemertinen mit einer schlitzförmigen Oeffnung nach außen münden und sich andererseits durch einen wimpertragenden Kanal in einen eigenen Lappen des Hirnganglions fortsetzen. Hubrecht (21), der diese Organe eingehend untersucht und die merkwürdige Tatsache aufgedeckt hat, daß die bei vielen Nemertinen zu beobachtende rote Färbung des Hirnganglions von Hämoglobin herrührt, kam hierdurch zu der Auffassung, daß die Seitenorgane, in welchen das Seewasser freien Zutritt zu den Hämoglobin führenden Ganglien besitzt, „eine spezielle Vorrichtung zum Gasaustausch und Stoffwechsel des Gehirns," d. h. einen „Gehirnrespirationsapparat" darstellen. Er suchte diese Auffassung in seiner zweiten Arbeit (22) auch experimentell zu begründen. Er beobachtete an *Cerebratulus marginatus* unter normalen Bedingungen meist kaum merkbare rhythmische Oeffnungen und Schließungen der die Seitenorgane begrenzenden Kopfspalten. Wurde das Tier in durch Auskochen O_2-frei gemachtes Wasser gebracht, so trat eine starke Unruhe ein, die von heftigem Auf- und Zuklappen der Kopfspalten und Emporschießen des Kopfes über den Wasserspiegel begleitet war. Beim Zurückbringen in normales Seewasser hörte die Unruhe wieder auf, und die Kopfspalten blieben weit klaffend geöffnet, während in CO_2-reichem Wasser ein krampfhafter Verschluß derselben eintrat. Im letzteren Falle war auch ein Uebergang der hellroten Farbe des Ganglions in eine dunkel-braunrote zu beobachten, die Hubrecht auf eine Reduktion des Hämoglobins bezog. In all dem glaubte er eine Bestätigung seiner Annahme sehen zu können, daß die Seitenorgane Respirationsorgane darstellen. Allein es liegt wohl auf der Hand, daß diese unter abnormen Bedingungen auftretenden Erregungserscheinungen, die, wie Hubrecht selbst angibt, auch beim Kneifen des Tieres zu beobachten waren, auch eine andere Deutung zulassen, und der Umstand, daß die Seitenorgane bei manchen Nemertinen gar nicht direkt, sondern nur durch einen Nervenstrang mit dem Gehirn verbunden sind, sowie ihre ganze histologische Struktur sprechen dafür, daß es sich hier um Sinnesorgane handelt, eine Auffassung, die heute wohl allgemein geteilt wird.

Die kleinen Rotatorien, die lange Zeit zu den Infusorien gerechnet wurden, zeigen auch in ihrem respiratorischen Verhalten manche Aehnlichkeit mit diesen. Zu der diffusen Hautatmung kommt die dem Wimperkleid der Ciliaten analoge Funktion des Räderorgans hinzu, das für eine ständige Erneuerung des Wassers sorgt, und die der kontraktilen Vakuole der Ciliaten entsprechende kontraktile Blase, deren respiratorische Bedeutung schon durch ihren großen Umfang wahrscheinlich gemacht wird (Hartog, 20; s. auch Atmungsmechanik).

2. Anneliden.

a) Haut- und Kiemenatmung.

Auch bei den Anneliden, bei denen, wie eingangs erwähnt, besondere Atmungsorgane in Gestalt von Kiemen zur Ausbildung kommen, sind diese keineswegs allgemein verbreitet, sondern innerhalb ein und derselben Klasse, ja oft sogar innerhalb einer Gattung finden

wir alle Uebergänge von diffuser Hautatmung bis zu relativ hoch entwickelten Kiemen.

Die ersten Ansätze der Kiemenbildung erscheinen in Form von dichten Gefäßnetzen an bestimmten Stellen der Haut, wie sie sich z. B. bei den Nereiden an den Parapodien finden; dann treten einfache sackförmige Ausstülpungen des Integuments auf (Glyceriden), und von diesen einfachsten Kiemenformen lassen sich alle möglichen Uebergangsformen bis zu den komplizierten Kopfkiemen der marinen tubikolen Würmer beobachten, deren vorderes Körperende durch zarte, bald kreisförmig, bald spiralig angeordnete, oft mehrfach verzweigte Büschel in eine kleine Baumkrone verwandelt erscheint. Die Fig. 10 und 11 sollen einige Beispiele herausgreifen, welche die große Mannigfaltigkeit der Kiemengestaltung illustrieren. Diese Auswüchse der äußeren Körperfläche, die übrigens gerade in ihren kompliziertesten Formen keineswegs ausschließlich, mitunter, wie wir sehen werden, nicht einmal vorwiegend Atmungsorgane sind, sondern auch mechanische und sensorische Funktionen zu erfüllen haben, in manchen Fällen sogar mit Augen besetzt sind, können entweder an sämtlichen Körpersegmenten auftreten (Parapodialkiemen) oder auf einzelne beschränkt sein, so auf das Kopfende (Terebelliden) oder auch auf das hintere Körperende (*Sternaspis*).

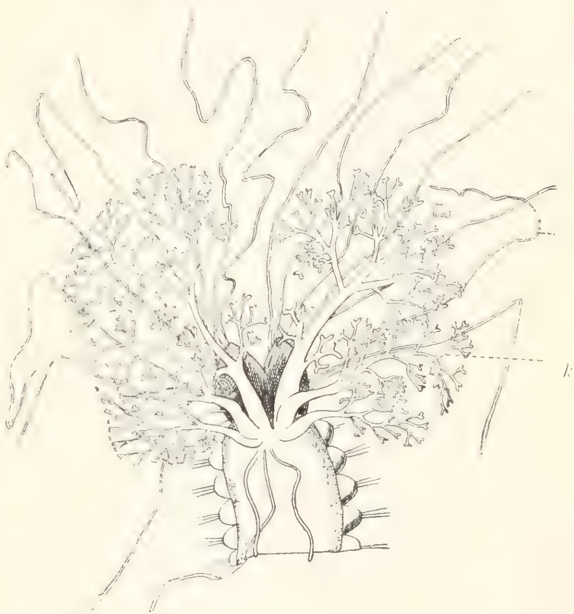


Fig. 10. Kopfende von *Terebella emmalina* (nach Haller). *f* Fühler, *k* Kiemen.

Der überwiegenden Mehrzahl der Oligochäten und Hirudineen fehlen Kiemen. Unter den Oligochäten hat man in neuerer Zeit bei einer Reihe von Arten Kiemen in Form seitlicher oder in der Nähe des Afters gelegener Anhänge gefunden (vgl. Combault, 10), und von den Hirudineen besitzen *Pontobdella* und *Cystibranchus* mit Gefäßnetzen versehene Hautpapillen (Kiemenhöcker) und *Branchellion* an jedem Segment verästelte gefäßführende Anhänge (Lang, 27, p. 248).

Auch den Gephyreen fehlen im allgemeinen besondere Atmungsorgane. Im wesentlichen besorgt wohl die Hautatmung den Austausch der Gase, deren Transport im Innern bei den Sipunculiden durch die von Wimperzellen in Bewegung gesetzte, den respiratorischen Farbstoff (s. unten) führende Leibeshöhlenflüssigkeit besorgt wird. Ob den mit einem eigenen Blutgefäßsystem versehenen Tentakeln eine größere respiratorische Bedeutung zukommt, erscheint

in Anbetracht ihrer geringen Größe, der Dicke ihrer Wandungen und des Umstandes, daß sie meist eingezogen gehalten werden, sehr zweifelhaft. Schneider (35) spricht ihnen eine solche allerdings zu, und zwar auf Grund des mikrochemischen Nachweises von Eisen in ihrer Wandung, dessen reichliches Vorhandensein angeblich für alle Respirationsorgane der wasserbewohnenden Evertebraten charakteristisch sein und mit der Atmungsfunktion in Zusammenhang stehen soll.

Nach Andreae (1) würde bei den Sipunculiden eine große respiratorische Bedeutung den „Integumentalhöhlen" zukommen, einem zwischen der zarten äußeren Haut und der darunter befindlichen Muskelschicht im ganzen Hautmuskelschlauch sich verbreitenden System von Kanälen, welche mit der Leibeshöhle kommunizieren, und deren Inhalt durch die Bewegungen des Tieres in Zirkulation gesetzt

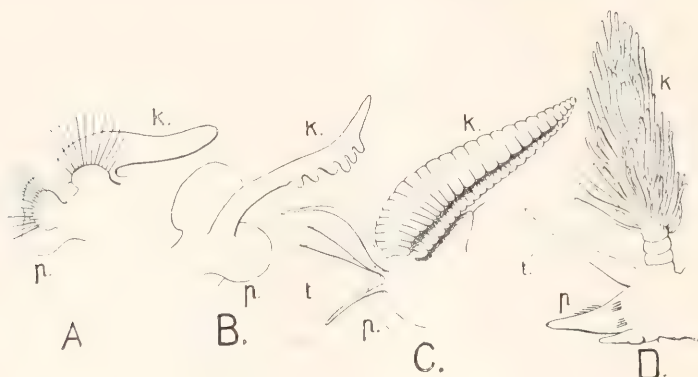


Fig. 11. Verschiedene Kiemenformen von erranten Polychäten. Nach A. de Claparède (aus Haller). A von *Aonis foliacea.* B von *Heteronereis Oerstätii.* C von *Chloe fulva.* D von *Diopatra gallica.* *k* Kiemen, *p* Parapodium, *t* Taster.

würde. Fischer (14) hat bei *Sipunculus mundanus* zahlreiche kleine von der Haut des Mittelkörpers ausgehende zottenartige Fortsätze beschrieben, welche mit diesen Integumentalhöhlen kommunizieren und nach ihm kiemenartige Organe darstellen würden. Auch die warzenartigen Erhebungen, welche sich am Rüssel und an der Eichel von *Sipunculus australis* finden, würden als rudimentäre Kiemenfortsätze zu deuten sein. — Bei dem der Tentakeln entbehrenden *Priapulus caudatus* findet sich ein aus kleinen, Fortsätze der Leibeshöhle führenden Läppchen bestehender Schwanzanhang, der eine respiratorische Funktion zu besitzen scheint, da er aus dem Schlamm, in den die Tiere sich vergraben, hervorgestreckt wird (Shipley, 37). Bei den *Echiuriden* spielt vermutlich der rüsselförmige Kopflappen, bei *Phoronis* die mit hämoglobinhaltigem Blut versorgte eigenartige Tentakelkrone eine Rolle bei der Atmung.

Milne-Edwards (31, p. 99f.) glaubte scharf zwischen blutführenden „Blutkiemen" und mit Leibeshöhlenflüssigkeit erfüllten „Lymphkiemen" unterscheiden zu müssen. In den ersteren sollte eine unmittelbare, in den zweiten hingegen nur eine mittelbare Atmung stattfinden, indem die Leibeshöhlenflüssigkeit erst wieder mit dem Blut in Gasaustausch trete. Diese Unterscheidung besitzt vom physiologischen Standpunkte keinerlei Berechtigung. Echte, d. h. nur Leibes-

höhlenflüssigkeit führende Lymphkiemen finden sich überhaupt nur bei den Glyceriden und Capitelliden, welche überhaupt kein Blutgefäßsystem besitzen, und bei denen die Leibeshöhlenflüssigkeit alle Funktionen des Blutes übernommen hat und auch Träger des respiratorischen Farbstoffes ist. Eine Beteiligung der Leibeshöhlenflüssigkeit an dem Gaswechsel ist allerdings auch dort nicht unwahrscheinlich, wo außerdem Blutkiemen vorhanden sind. So hat QUATREFAGES (33) bei *Branchellion* eine Aufnahme von Sauerstoff durch die (von ihm allerdings für gefäßfrei gehaltenen) Kiemenbüschel in die Leibeshöhlenflüssigkeit direkt sichtbar machen können, indem er in die Leibeshöhle den blaßblauen Niederschlag von Eisensulfat mit gelbem Blutlaugensalz injizierte und in den Kiemenanhängen die Bildung von Berlinerblau beobachtete. Es ist jedoch kein Grund vorhanden, eine solche Atmung durch die Leibeshöhlenflüssigkeit in anderem Sinne als mittelbar zu bezeichnen als die des Blutes, da der aufgenommene Sauerstoff wohl direkt durch die Leibeshöhlenflüssigkeit, die durch die Bewegungen des Tieres wie durch Wimperzellen in Zirkulation gesetzt wird, den Organen übermittelt werden kann, ohne erst an das Blut abgegeben werden zu müssen. QUATREFAGES (34) hat allerdings in der Leibeshöhle flottierenden, blind endigenden Gefäßzweigen, wie sie von HUXLEY an *Protula Disteri* und ähnlich von RATHKE an Pectinarien beschrieben wurden (zit. nach QUATREFAGES), die Vermittlung eines solchen intermediären Gasaustausches zwischen Blut und Leibeshölenflüssigkeit zugeschrieben, jedoch selbst bereits zugegeben, daß es sich hierbei vielleicht mehr um Resorptions- als um Respirationsvorrichtungen handelt.

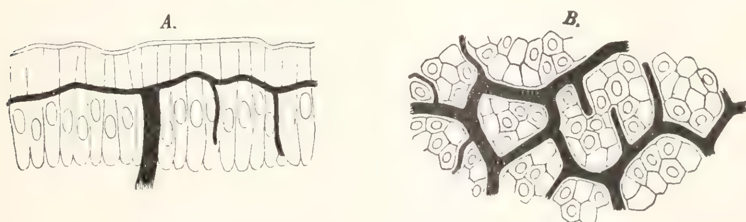


Fig. 12. Intraepitheliale Blutgefäße in der Haut des Blutegels. A Epidermis im Querschnitt. B von der Fläche gesehen. (Aus HESSE.)

Bei den der Kiemen entbehrenden Anneliden ist vielfach durch besondere Einrichtungen für eine Erleichterung des Gaswechsels gesorgt. So zeigt z. B. das Integument des Blutegels nach LANKESTER (30) ein intraepitheliales Gefäßnetz (vgl. Fig. 12), und bei gewissen Chätopteriden, Nereiden und Maldaniden erscheint nach EISIG (13, p. 586) das Integument auffällig verdünnt.

Auch die Landanneliden sind im wesentlichen auf die Atmung durch die zum Teil reich vaskularisierte und durch Schleimsekretion stets feucht erhaltene Haut angewiesen. WILLIAMS (40) hat dem Schleim der Regenwürmer eine besondere Absorptionskraft für Sauerstoff zugeschrieben, eine Angabe, die merkwürdigerweise auch von MILNE-EDWARDS (31, p. 113) ohne Kritik übernommen wurde. Neuerdings hat COMBAULT (10) an einer großen Zahl verschiedener Regenwurmarten, insbesondere an dem durch seine Größe besonders ge-

eigneten *Helodrilus trapezoides* anatomische und auch einige (methodisch sehr unzulängliche) physiologische Untersuchungen über die Lokalisation der Atmung angestellt. Nach Combault würde nicht die ganze im allgemeinen dicke und nur spärlich vaskularisierte Haut, sondern nur die der Gegend der Seitenherzen entsprechenden dünneren und mit einem reichen subkutanen Kapillarnetz versehenen „respiratorischen Regionen" derselben für den Gasautausch geeignet sein. Dieser Umstand, sowie die Beobachtung, daß bei einigen (mit Alkohol narkotisierten) Exemplaren die Trübung in Kalkwasser eine stärkere war, wenn die Tiere ganz untergetaucht waren, als wenn Mund und After über die Wasserfläche emporragten, führten den Autor zu dem Schluß, daß außer der Haut noch ein anderes Respirationsorgan vorhanden sein müsse, das er in der sogenannten „Morrenschen Drüse" gefunden zu haben glaubt (s. unten).

b) Darmatmung.

Eine besondere Wichtigkeit scheint bei den kiemenlosen Wasseranneliden die vielleicht auch für kiemenführende bedeutungsvolle Darmatmung zu gewinnen. Auf das gelegentliche Vorhandensein einer solchen haben schon ältere Autoren aufmerksam gemacht, Williams (40) hat den zarten, den Anus trichterförmig umgebenden Anhängen von *Clymene* eine respiratorische Bedeutung zugeschrieben; nach Milne-Edwards (31, p. 105) würde bei *Nais* der Anus häufig erweitert und durch die mit Wimpern besetzten Teile der angrenzenden Darmschleimhaut ein Wasserstrom in den Darm getrieben. Quatrefages (33, 34) beobachtete bei *Syllis* häufige Aufnahme größerer Wassermengen, die dann in kleineren Partien wieder abgegeben wurden. Bei *Hesione* sah er einmal eine Partie des Darms durch Gas aufgetrieben, das von Zeit zu Zeit durch Mund und After entleert wurde; er glaubte, daß es sich um eine der Atmung dienende Aufnahme und Abgabe von Luft handle.

Diese gelegentlichen Beobachtungen von Quatrefages haben durch die späteren Untersuchungen von Eisig (12) sehr bedeutungsvolle Ergänzungen erfahren. Eisig fand bei *Hesione sicula* eine offenbar respiratorischen Zwecken dienende auffällig reichliche Vaskularisation der Darmschleimhaut, deren Blutgefäße sogar zwischen die Epithelzellen eindringen. Noch viel merkwürdiger aber war die Feststellung, daß bei den Hesioniden, besonders bei *Hesione sicula* schwimmblasenähnliche Organe in Form von Ausstülpungen eines Teiles des Darms, des sogenannten Vormagens, vorhanden sind. Diese Blasen, die durch verschließbare Oeffnungen mit dem Darm in Verbindung stehen, enthalten niemals Speisereste, sondern stets eine klare Flüssigkeit, die nach Eisig nichts anderes ist als Seewasser, und eine gewisse, sehr wechselnde Menge Gas. Die Aufnahme von Seewasser in den Darm und in die Blasen konnte durch Zusatz von Karmin leicht nachgewiesen werden. Das in der Schwimmblase enthaltene Gas stammt nicht aus der Atmosphäre, da ein Luftschnappen der Tiere niemals beobachtet werden konnte. Es handelte sich auch nicht um eine Aufnahme unter Wasser befindlicher Luftblasen, wie sie z. B. bei manchen Mollusken und Insekten (vgl. daselbst) zur Beobachtung kommt, denn die Untersuchung des Meeresgrundes an den Stellen, wo *Hesione* zu leben pflegt, ließ solche völlig vermissen, und auch künstlich in den Wasserbehälter gebrachte Luft-

blasen wurden nicht aufgenommen. Es kann sich daher nur um eine Gassekretion handeln, als deren Sitz der, wie erwähnt, an Blutgefäßen sehr reiche, mit drüsigen Wandungen versehene Magendarmkanal aufzufassen ist, da die dünne Wandung der Blasen selbst der Blutgefäße völlig entbehrt. Diese Gassekretion würde nach Eisig nicht, wie dies bei den Fischen (und auch bei den Siphonophoren, vgl. p. 43) der Fall ist, hydrostatischen, sondern im wesentlichen respiratorischen Zwecken dienen. Es soll sich um Sauerstoffreservoire handeln, welche dann, wenn die normale Atmung von Wasser im Darm nicht vor sich gehen kann (in schlecht durchlüftetem Wasser, beim Freßakt, bei der Verdauung), den Fortbestand der Atmung ermöglicht. Diese Anschauung ist allerdings nur hypothetisch, da eine Untersuchung des Gases wegen der zu geringen Menge nicht ausgeführt werden konnte; doch ist es bemerkenswert, daß sich solche schwimmblasenähnlichen Gebilde oder wenigstens größere Gasansammlungen im Darm nach Eisig bei Hesioniden, Sylliden, Phyllodoceen und Nereiden finden, die alle das gemeinsame Merkmal haben, daß ihnen Kiemen fehlen.

Auch bei den von Eisig (13) eingehend studierten Capitelliden spielt die Darmatmung eine große Rolle, so bei *Notomastus* und vor allem bei der der Kiemen völlig entbehrenden *Capitella*. Bei beiden besitzt die Darmschleimhaut Wimperzellen, die eine vom After kopfwärts gerichtete Strömung erzeugen, die bei jungen Tieren bis zu dem diesen Würmern eigentümlichen Nebendarm verfolgbar ist. Diesem Nebendarm teilt Eisig die gleiche Funktion zu, wie sie von Perrier dem völlig analogen Gebilde der Echinoiden zugeschrieben wurde (vgl. p. 56). „Der Nebendarm ist ein im Dienste der Respiration stehendes Organ, dazu bestimmt, das Atemwasser mit Umgehung des verdauenden und resorbierenden Magendarms aus dem Hinterdarm in den Oesophagus zu schaffen" (Eisig, 13, p. 699), also ein Organ, dem ebenso wie den Schwimmblasen von *Hesione* die Aufgabe zufallen würde, den Fortgang der Darmatmung zu einer Zeit zu sichern, in welcher der Darm durch die Verdauungsgeschäfte anderweitig in Anspruch genommen ist. Auch dem Rüssel von *Notomastus*, der abwechselnd keulenförmig vorgestülpt und wieder zurückgezogen wird, soll eine respiratorische Bedeutung zukommen.

Für das Bestehen einer Darmatmung bei den Gephyreen spricht die große Zartheit der Darmwand und das Vorhandensein von Cilien, sowie die Lebensweise der Tiere, die immerwährend große Mengen von wässerigem Schlamm und Sand durch ihren Darm treiben.

Möglicherweise spielt auch bei den landbewohnenden Anneliden die Darmatmung eine Rolle. Die in ihrer Funktion noch rätselhafte „Morrensche oder Kalkdrüse" ist zuerst von Brandes (8) als Organ zur Sauerstoffaufnahme („Darmlunge") und neuerdings besonders von Combault (10) als Respirationsorgan gedeutet worden. Es handelt sich um einen von zahlreichen parallelen Lamellen durchzogenen periösophagealen Hohlraum, der durch seinen außerordentlich großen Blutreichtum und die Absonderung eines zahlreiche Kristalle enthaltenden Sekretes ausgezeichnet ist. Bezüglich der anatomischen Verhältnisse und der histologischen Struktur dieses Organs, sowie der ihm sonst zugeschriebenen Funktionen sei auf die an anderer Stelle dieses Werkes (Bd. 2, 1. Hälfte, p. 554 f., 566 f.) gegebene Schilderung von Biedermann verwiesen. Die tatsächlichen Grundlagen für die von Combault vertretene Auffassung sind bisher freilich sehr

dürftig. Die Annahme, daß die als Produkte der Atmungstätigkeit aufgefaßten Karbonate die Aufgabe haben sollen, den CO_2-Druck im Körper niedriger zu erhalten als in der Umgebung, ist kaum ernstlich diskutabel, und auch die schon von anderen Autoren gemachte Beobachtung, daß die ventralen Gefäße heller rotes Blut enthalten als die dorsalen, kann, wie der Autor selbst zugesteht, auf die Arterialisierung in den früher erwähnten „respiratorischen Zonen" der Haut (vgl. 68) zurückführbar sein. Allerdings will Combault mit einem besonderen Fixationsmittel, welches die Unterscheidung von arteriellem und venösem Blut gestatten soll (?), auch festgestellt haben, daß die efferenten Gefäße der Drüse, deren Blut die angeblich als Kiemen fungierenden Drüsenlamellen passiert hat, sowie die mit ihnen kommunizierenden inneren Blutsinus stärker arterialisiertes Blut enthalten als die afferenten Gefäße und die mit ihnen verbundenen äußeren Blutsinus. Im übrigen ist aus Combaults Darstellung durchaus nicht ersichtlich, auf welche Weise dieses „Kiemenorgan", in welchem durch peristaltische Bewegungen eine Aspiration und Ausstoßung von Wasser erfolgen soll, unter den normalen Lebensbedingungen des Tieres seine respiratorischen Funktionen sollte erfüllen können.

c) Anteil der Haut- und Kiemenatmung am Gaswechsel.

Haut- und Darmatmung sind nach Eisig die ursprünglichen Atmungsformen, die besonders dort in den Vordergrund treten, wo Kiemen fehlen. Daß aber auch bei den Kiemen führenden Anneliden die Hautatmung eine wichtige, ja zum Teil bei weitem überwiegende Rolle beim Gaswechsel spielt, geht aus den interessanten und umfassenden Untersuchungen hervor, die Bounhiol (5, 6) über die Atmung der Anneliden angestellt hat. Schon durch einfachen Zusatz von Phenolphtalein zum Seewasser konnte er an in geeigneten Behältern untergebrachten Polychäten durch die auftretende Entfärbung sichtbar machen, daß sowohl bei den normalen, wie bei den der Kiemen beraubten Tieren eine Ausscheidung von Kohlensäure auch durch die Haut des übrigen Körpers erfolgt. Die Messung der CO_2-Ausscheidung des normalen und des kiemenlosen Tieres (durch Durchleiten eines Luftstromes durch das die Tiere enthaltende Gefäß und Absorption der mitgeführten Kohlensäure) ergab nun, daß der Anteil der Kiemen an dem Respirationsgeschäft bei den einzelnen Arten ein sehr verschiedener ist, wie dies die folgende Tabelle zeigt:

Tierart	CO_2-Ausscheidung pro g und St. in mg	
	normal	ohne Kiemen
Amphitrite Edwardsii	0,10	0,024
Audouinia tentaculata	0,12	0,09
Arenicola marina	0,15	0,05
Sabella pavonina	0,30	0,22
Spirographis Spallanzanii	1,10	0,75

Es nimmt also bei allen untersuchten Arten nach Abschneiden der Kiemen die Größe der CO_2-Ausscheidung ab, der Wert dieser Abnahme schwankt jedoch zwischen $^1/_4$ (*Spirographis Spallanzanii*) und $^3/_4$ (*Amphitrite Edwardsii*). Bei *Spirographis* wurde noch ein Gegenversuch angestellt, der gleichfalls ergab, daß etwa $^3/_4$ des Gaswechsels

durch die Haut besorgt werden: Ein Tier, dessen CO_2-Ausscheidung im normalen Zustande 0,45 mg pro Gramm und Stunde betragen hatte, wurde aus seiner Wohnröhre herausgenommen, sorgfältig mit Vaselin eingefettet und hierauf wieder in die Röhre zurückgeschoben. Die CO_2-Ausscheidung sank jetzt auf 0,11 mg, also $^1/_4$ des früheren Wertes, um nach Entfernung des Fettes wieder auf 0,48 mg zu steigen. Schon die Tatsache, daß *Spirographis* sich oft lange Zeit in seiner Röhre mit eingezogenen Kiemen aufhält, spricht für die geringe respiratorische Bedeutung derselben, wie auch umgekehrt die Beobachtung, daß bei starkem Absinken des O_2-Gehaltes das Tier aus seiner Röhre, die es normalerweise niemals verläßt, hervorkriecht, darauf hindeutet, daß hier die Hautatmung in möglichst großem Umfange ausgenützt werden soll.

Die Untersuchung des Gaswechsels längere Zeit nach der Kiemenabtragung ergibt, daß er bei Tieren mit hochausgebildeter Kiemenatmung dauernd gering bleibt, dagegen bei *Spirographis* innerhalb 15—24 Stunden durch kompensatorische Einrichtungen (vielleicht Aenderungen der Kreislaufsgeschwindigkeit) seine normale Höhe wiedergewinnt[1]. Nur die Kiemen der ersteren würden nach Bounhiol wahre Kiemen darstellen, die letzteren im wesentlichen Greiforgane sein, die nicht mehr als die ganze übrige Haut im Dienste der Atmung stehen. Er kommt zu dem Schluß, daß die Anneliden allgemein durch die Haut atmen, und daß nur bei wenigen Formen (Euniciden, Terebelliden) Kiemen zur Entwicklung gekommen sind. In dieser Allgemeinheit erscheint die Behauptung Bounhiols kaum gerechtfertigt. Wenn auch bei denjenigen Formen, bei welchen die vom Kopf ausgehenden Filamente nachweislich an der Atmung nur geringen Anteil nehmen, und im wesentlichen andere Funktionen als Greif- und Sinnesorgane zu erfüllen haben, die Bezeichnung derselben als „Kiemen“ unberechtigt erscheint, so wird man diesen Namen doch für alle diejenigen Fälle beibehalten dürfen, wo mehr minder komplizierte Ausstülpungen des Integuments auftreten, die keinen anderen Zweck haben als den einer Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche, auch wenn keine besondere Lokalisation der Atmung in ihnen stattfindet.

3. Bryozoen und Brachiopoden.

Auch bei den von manchen Autoren dem Stamm der Würmer angeschlossenen Bryozoen und Brachiopoden fehlen besondere Atmungsorgane. Bei den ersteren werden die mit Leibeshöhlenflüssigkeit erfüllten, mit lebhaft schlagenden Wimperzellen versehenen und selbst beweglichen Tentakeln, bei den zweiten die dünnen Mantellappen, unter welchen die Leibeshöhlenflüssigkeit durch Wimperschlag in Bewegung gehalten wird, und die langen, sehr mobilen, mit zarten Cirren besetzten Mundarme, die gleichfalls mit Wimpern bekleidet und von Blutgefäßen durchzogen sind, als hauptsächliche Vermittler des Gasaustausches betrachtet (s. im übrigen Atmungsmechanik).

---

1) Bohn (4) hat gegen Bounhiols Versuche eingewendet, daß durch das Durchleiten von Luft durch das Wasser mechanisch eine Störung des Kreislaufes in den Kiemen herbeigeführt wird, welche deren Funktion beeinträchtigt. Bounhiol (7) hat auf diesen in der Tat wohl kaum ernst zu nehmenden Einwand entgegnet, daß eine solche Kreislaufsstörung unmöglich stundenlang anhalten könnte, und daß gerade *Spirographis* auch normalerweise in lebhaft bewegtem Wasser zu leben pflegt.

Respiratorische Farbstoffe.

Es ist eine auffällige und schwer zu deutende Erscheinung, daß gerade bei den Würmern, von denen ein beträchtlicher Teil völlig anaërob lebt, und von denen auch die nicht anaëroben sich zum großen Teil durch eine ungewöhnliche Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffentziehung auszeichnen, respiratorische Farbstoffe sehr verbreitet sind, und besonders das Hämoglobin sich häufiger findet als in allen übrigen Stämmen der Wirbellosen zusammengenommen. Zahlreiche Chätopoden, einige Nemertinen, Hirudineen und Gephyreen führen Hämoglobin entweder gelöst oder an Blutkörperchen gebunden. Einige Anneliden besitzen nicht rotes, sondern grünes Blut. Der diese Farbe bedingende Eiweißkörper, der als Chlorocruorin bezeichnet wird, läßt nach Lankester (28) in seinem spektroskopischen Verhalten eine Verwandtschaft mit dem Hämoglobin erkennen und eine oxydierte und reduzierte Form unterscheiden, was seine respiratorische Bedeutung wahrscheinlich macht. Eine von Krukenberg (26) dagegen geltend gemachte Beobachtung, daß das von *Spirographis* gewonnene (chlorocruorinhaltige) Blut nach einstündigem Einleiten von Kohlensäure keine Veränderung des Spektrums zeigte, kann wohl kaum als entscheidend betrachtet werden.

Ein dritter respiratorischer Farbstoff wurde von Schwalbe (36) bei *Phascolosoma elongatum* aufgefunden und von Krukenberg (24) an *Sipunculus nudus* genauer untersucht. Der in seiner oxydierten Form braunrote Farbstoff, der an die zelligen Elemente der Leibeshöhlenflüssigkeit (und der in dem Blutgefäßsystem der Tentakeln enthaltenen Flüssigkeit) gebunden ist, wurde von Krukenberg als Hämerythrin, seine farblose reduzierte Form als Hämerythrogen bezeichnet. Der Sauerstoff würde nach Krukenberg im Hämerythrin fester gebunden sein als im Hämoglobin. Denn er beobachtete, daß die roten Blutkörperchen von *Sipunculus*, die er in stark verdünntem Sperlingsblut suspendiert und unter Luftabschluß aufbewahrt hatte, ihre Färbung noch lange Zeit beibehielten, nachdem die Hämoglobinlösung sich bei spektroskopischer Untersuchung als völlig reduziert erwies. Neuerdings will Benham (3) Hämerythrin auch im Blute eines nicht zu den Gephyreen gehörigen Anneliden (*Magelona*) gefunden haben.

Eine bemerkenswerte Tatsache ist, daß die respiratorischen Farbstoffe der Würmer sich nicht auf das Blut oder die Leibeshöhlenflüssigkeit beschränken, sondern mitunter die nervösen Zentralorgane selbst imprägnieren, was wohl auf eine besondere respiratorische Aktivität der letzteren hindeutet (Baglioni, 2). So ist das Bauchmark von *Sipunculus* durcch Hämerythrin, das Bauchmark von *Aphrodite* und die Hirnganglien vieler Nemertinen durch Hämoglobin rot gefärbt.

Die Schwierigkeit, größere Mengen von Würmerblut zu gewinnen, läßt es begreiflich erscheinen, daß über seine Fähigkeit der Gasbindung bisher nur sehr spärliche Angaben vorliegen. Allerdings hat Griffiths (19) eine Reihe von Analysen mitgeteilt, die er an hämoglobin-, hämerythrin- und chlorocruorinhaltigem Würmerblut ausgeführt haben will; der O_2-Gehalt sollte 12—13, der CO_2-Gehalt 28—30 Volumprozent betragen. Seine Angaben sind jedoch nach Winterstein (41) durchaus unglaubwürdig. Cuénot (11) hat zwei Analysen der mit Luft gesättigten hämerythrinhaltigen Leibeshöhlenflüssigkeit von *Sipunculus nudus* mitgeteilt: 100 ccm enthielten bei 20° C (nicht reduziert)

2,4 bzw. 1,9 ccm O_2 (und 6,2 bzw. 6,1 ccm CO_2). WINTERSTEIN fand in drei Versuchen das O_2-Bindungsvermögen zu 1,85, 2,27 und 2,09 Proz. (bei sehr ungleichem CO_2-Gehalt); das durch Abzentrifugieren von den hämerythrinhaltigen Blutkörperchen befreite luftgesättigte Plasma zeigte den gleichen O_2-Gehalt wie Seewasser. Die direkt aus des Leibeshöhle von drei schwach mit Alkohol narkotisierten *Sipunculus*-Exemplaren entnommene Leibeshöhlenflüssigkeit wies nur einen O_2-Gehalt von 0,53 Proz. auf (bei einem CO_2-Gehalt von 17,8 Proz.), während dasselbe Blut, mit Luft gesättigt, 1,76 Proz. O_2 aufnahm. Diese große Differenz erklärt sich wohl daraus, daß das aus der Leibeshöhle gewonnene Blut ja eine Mischung von oxydiertem und reduziertem darstellt. Die von je 12 Exemplaren *Glycera siphonostoma* entnommene hämoglobinhaltige Leibeshöhlenflüssigkeit ergab in zwei Versuchen ein O_2-Bindungsvermögen von ca. $2\frac{1}{2}$—3 Proz.

Mit der mikrotonometrischen Methode von KROGH hat FREDERICQ (15) die Gasspannungen im Blute von *Aphrodite aculeata* und *Sipunculus nudus* bestimmt (in je 5 Versuchen). Die O_2-Tension schwankte bei der ersteren zwischen 4,2 und 13,5 Proz. Atm., bei dem letzteren zwischen 1,9 und 5 Proz. Atm. Der CO_2-Druck war im letzteren Falle stets, im ersteren Falle meist kleiner als 1 Proz. Atm. Bei einem *Sipunculus*, der 40 Min. in einem Wasser gelebt hatte, durch das Sauerstoff durchgeleitet wurde, stieg der O_2-Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit auf 38 Proz. Atm. (gegenüber einem O_2-Druck des umgebenden Mediums von 53 Proz. Atm.)

Unsere bisherigen Kenntnisse reichen nicht aus, um uns einen klaren Einblick in die vitale Bedeutung der respiratorischen Farbstoffe der Würmer zu gewähren. Würde die Größe des Sauerstoffbedürfnisses die Veranlassung für ihre Ausbildung darstellen, dann müßte man bei ihren Trägern eine besondere Empfindlichkeit gegen die Entziehung des Sauerstoffs erwarten. Es wurde schon eingangs betont, daß gerade das Gegenteil der Fall ist: auch die mit respiratorischen Farbstoffen versehenen Arten sind durch eine außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegen O_2-Mangel ausgezeichnet. KRUKENBERG (24) sah *Sipunculus* in einer Hämoglobinlösung noch viele Stunden nach völliger Reduktion derselben leben, auch BAGLIONI (2) sah einen *Sipunculus* nach dreitägigem Aufenthalt in einem abgeschlossenen, mit ausgepumptem Seewasser gefüllten Zylinder sich wieder erholen, BUNGE (9) hat die verschiedensten aëroben Würmer, darunter auch hämoglobinhaltige wie *Hirudo*, *Haemopis*, *Nephelis*, mehrere Tage in sehr sorgfältig O_2-frei gemachtem Medium am Leben erhalten, und auch PÜTTER (32) hat Blutegel einen selbst 10-tägigen Aufenthalt in reinem Stickstoff ohne Schaden ertragen sehen. An Regenwürmern allerdings will KRUKENBERG (25) beobachtet haben, daß die durch einige Stunden der Einwirkung von Kohlenoxyd ausgesetzten Individuen sämtlich innerhalb 24 Stunden zugrunde gingen, obwohl nicht einmal alles Hämoglobin in CO-Hämoglobin übergeführt erschien; auch aus den Versuchen KONOPACKIS (23) ergibt sich die vergleichsweise geringere Resistenz der Regenwürmer gegen O_2-Mangel.

Ein großer Teil der Würmer sind Schlammbewohner. Daß ihre große Widerstandsfähigkeit gegen O_2-Mangel mit dem Aufenthalt in diesem O_2-armen Medium zusammenhängt, ist kaum zu bezweifeln. BUNGE (9, Bd. 14, p. 323) hat den geistreichen Gedanken geäußert,

daß die Würmer nur dadurch, daß sie als Schlammbewohner eine „Vorschule“ des O_2-Mangels durchgemacht hatten, befähigt wurden, als vollkommene Anoxybionten in dem O_2-freien Darm höherer Tiere zu leben. Andererseits hat Lankester (29) gerade den normalen Aufenthaltsort der Würmer mit der Ausbildung der respiratorischen Farbstoffe in Zusammenhang zu bringen gesucht und z. B. die Ansicht geäußert, daß nur der Reichtum an Hämoglobin den Anneliden *Tubifex* befähige, am Grunde des faulenden Wassers der Themse bei London zu leben. Vielleicht lassen sich in der Tat die beiden einander scheinbar widersprechenden Erscheinungen auf die gleiche Ursache zurückführen, indem die Anpassung an das O_2-arme Medium des Schlammes einerseits eine hochgradige Befähigung zu anoxybiotischem Leben, andererseits aber auch den Erwerb O_2-speichernder Farbstoffe herbeiführte, deren Besitz gerade unter diesen Bedingungen von besonderem Vorteil sein mußte.

Von großem Interesse in dieser Hinsicht sind die Schlußfolgerungen, zu denen Bounhiol (6) in seinen schon erwähnten Untersuchungen über die Respiration der Anneliden bezüglich des Einflusses der Blutfarbstoffe auf die Größe des Gaswechsels gelangt ist. Aus seinen Messungen würde nämlich hervorgehen, daß die mit gefärbter (Hämoglobin oder Chlorocruorin enthaltender) Blut- oder Leibeshöhlenflüssigkeit versehenen Tiere bei gleichem Körpergewicht einen erheblich größeren Gaswechsel aufweisen als jene mit ungefärbter. Den größten Gaswechsel zeigten die Terebelliden, die sowohl im Blute wie in der Leibeshöhlenflüssigkeit hämoglobinhaltige Körperchen führen. Der Gaswechsel würde also einen um so größeren Wert besitzen, je besser die Bedingungen der O_2-Zufuhr sind, wodurch sich auch die Beobachtung Bounhiols erklären würde, daß die kleinen Tiere mit ihrer relativ größeren Körperoberfläche einen viel intensiveren Gaswechsel aufweisen. Auch die Beobachtungen Thunbergs (38) und Konopackis (23), die an Regenwürmern bei Ansteigen des O_2-Drucks bis zu einer gewissen Grenze eine Zunahme des Gaswechsels feststellten, würden hiermit in vollstem Einklang stehen. Wir werden im allgemeinen Teil auf diese Fragen noch zurückkommen.

Literatur.

Würmer.

1. **Andreae, J.**, *Beiträge zur Anatomie und Histologie des Sipunculus nudus L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 36 (1882), p. 201.*
2. **Baglioni, S.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 415.*
3. **Benham, W. B.**, *The blood of Magelona. Quart. Journ. microsc. Science, Vol. 39 (1896/7), p. 1.*
4. **Bohn, G.**, *Des localisations respiratoires chez les Annélides. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 306.*
5. **Bounhiol, M.**, *Recherches expérimentales sur la respiration des Annélides. Étude du Spirographis Spallanzanii. Compt. rend. Acad., T. 132 (1901), p. 1348.*
6. — *Recherches biologiques expérimentales sur la respiration des Annélides Polychètes. Ann. d. Sciences nat., Zool., T. 16 (1902), p. 1.*
7. — *Influence de l'agitation méchanique du milieu exterieur sur la respiration des Annélides. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 491.*
8. **Brandes, G.**, *Die Darmlunge der Regenwürmer. Verhandl. Ges. deutscher Naturf. u. Aerzte, 79. Vers. (1907), 2. Teil, 1. Hälfte, p. 256.*
9. **Bunge, G.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis der Schlammbewohner. Ztschr. f. physiol., Chem., Bd. 12 (1888), p. 565. — Weitere Untersuchungen über die Atmung der Würmer. Ebenda, Bd. 14 (1890), p. 318.*

10. **Combault, A.**, *Contribution à l'étude de la respiration et de la circulation des lombriciens. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 45 (1909), p. 358 u. 474.*
11. **Cuénot, L.**, *La valeur respiratoire du liquide cavitaire chez quelques invertébrés. Travaux des laboratoires, Station zool. d'Arcachon., 1900/01, p. 107.*
12. **Eisig, H.**, *Ueber das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden. Mitteil. d. zool. Station z. Neapel, 1880, p. 255.*
13. — *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Berlin 1887.*
14. **Fischer, W.**, *Ueber kiemenartige Organe einiger Sipunculus-Arten. Zool. Anz., Bd. 17 (1894), p. 333.*
15. **Fredericq, L.**, *La théorie de la diffusion suffit à expliquer les échanges gazeux de la respiration. Arch. internat. de Physiol., T. 10 (1911), p. 391.*
16. **Gamble, F. W.**, *Plathelminthes and Mesozoa. The Cambridge Natural History, Vol. 2, p. 25.*
17. **Geddes, P.**, *Sur la chlorophylle animale. Arch. Zool. expér., T. 8 (1879/80), p. 51.*
18. **v. Graff, L.**, *Monographie der Turbellarien, I. Rhabdocoela, Leipzig 1882, p. 97.*
19. **Griffiths, A. B.**, *On the blood of the invertebrata. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 19 (1892), p. 116. — Diese ebenso wie alle in den übrigen Kapiteln zitierten Arbeiten dieses Autors finden sich auch zusammengefaßt in: Griffiths, Physiology of the Invertebrata, London 1892, u. Respiratory Proteids, London 1897.*
20. **Hartog, M.**, *Rotifera. The Cambridge Nat. History, Vol. 2, p. 214.*
21. **Hubrecht, A. A. W.**, *Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel. Niederl. Arch. f. Zool., Bd. 2 (1875), p. 99 (p. 124).*
22. — *Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. Verhandl. koninkl. Akad. Wetenschapp. Amsterdam, 20. Dez. 1880.*
23. **Konopacki, M.**, *Ueber den Atmungsprozeß bei Regenwürmern. Bull. Acad. Sciences de Cracovie, Cl. Sc. math. et nat., 1907, p. 357.*
24. **Krukenberg, Fr. W.**, *Vergleichende-physiologische Beiträge zur Kenntnis der Respirationsvorgänge etc. Vergl.-physiol. Studien, 1. Reihe, 3. Abt. (1880), p. 82.*
25. — *Bedenken gegen einige aus neueren Untersuchungen etc. Ebenda, 1. Reihe, 1. Abt. (1880), p. 165.*
26. — *Zur vergleichenden Physiologie der Lymphe etc. Ebenda, 2. Reihe, 1. Abt. (1882), p. 108.*
27. **Lang, A.**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 1. Abt., Jena 1888.*
28. **Lankester, E. Ray**, *Abstract of a report on the spectroscopic examination of certain animal substances. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 4 (1869), p. 119.*
29. — *A contribution to the knowledge of haemoglobin. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 21 (1872/3), p. 70.*
30. — *On intra-epithelial capillaries in the integument of the medicinal leech. Quart. Journ. microsc. Science, Vol. 20 (1880), p. 303.*
31. **Milne-Edwards**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. 2 (1857).*
32. **Pütter, A.**, *Der Stoffwechsel des Blutegels. 2. Teil. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1908), p. 16.*
33. **de Quatrefages, A.**, *Mémoire sur le branchellion de d'Orbigny. Ann. d. Sciences Nat., (3) Zool., T. 18 (1852), p. 279.*
34. — *Histoire naturelle des Annelés, T. 1, Paris 1865, p. 66.*
35. **Schneider, R.**, *Die neuesten Beobachtungen über natürliche Eisenresorption etc. Mitteil. d. zool. Station z. Neapel, Bd. 12 (1897), p. 208.*
36. **Schwalbe, G.**, *Kleinere Mitteilungen zur Histologie wirbelloser Tiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 5 (1969), p. 248.*
37. **Shipley, A. E.**, *Gephyrea. The Cambridge Nat. Hist., Vol. 2, p. 433.*
38. **Thunberg, T.**, *Der Gasaustausch einiger niederer Tiere in seiner Abhängigkeit vom Sauerstoffpartiardruck. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 17 (1905), p. 133.*
39. **Weinland, E.**, *Ueber Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Ascaris etc. Ztschr. f. Biol., Bd. 42 (1901), p. 55.*
40. **Williams, T.**, *Report on the British Annelida. Report of the 21. Meeting of the British Assoc. for the Advanc. of Science, 1851. — On the mechanism of aquatic respiration etc. Annals of Nat. Hist., (2) Vol. 12 (1853), p. 393.*
41. **Winterstein, H.**, *Zur Kenntnis der Blutgase wirbelloser Seetiere. Biochem. Ztschr., Bd. 19 (1909), p. 384.*

(Bezüglich der anatomischen Angaben sei verwiesen auf die entsprechenden Kapitel in Bronns Klassen und Ordnungen und in The Cambridge Nat. History.)

Anhang: Prochordaten.

Enteropneusten, Tunicaten und Acranier werden von manchen Autoren unter dem Namen Prochordaten zusammengefaßt. Die gemeinsame Besprechung dieser Tierklassen erscheint auch vom Standpunkte der Atmungsphysiologie zweckmäßig, da die Atmungsorgane bei allen dreien eine gewisse Aehnlichkeit aufweisen; denn bei allen ist der vordere Teil des Darmkanals durch das Auftreten zahlreicher zum Durchgang des Wassers dienender Oeffnungen in ein kiemenartiges Organ umgewandelt.

Bei den Enteropneusten besteht dieses aus zwei Reihen zahlreicher, dicht aneinander liegender Kiementaschen, die durch je eine Oeffnung mit der Außenwelt und mit dem Darmlumen in Verbindung stehen; die äußere Oeffnung ist einfach schlitzförmig, die innere hat durch einen von der Darmwand ausgehenden zungenartigen Fortsatz eine U-förmige Gestalt erhalten. Die Leibeshöhle setzt sich sowohl in diese Kiemenzungen wie in die die Kiementaschen voneinander scheidenden Septen fort; die Wandungen beider tragen ein Blutkapillarnetz und ein für stetige Erneuerung des Wassers sorgendes Wimperepithel (vgl. LANG, 4).

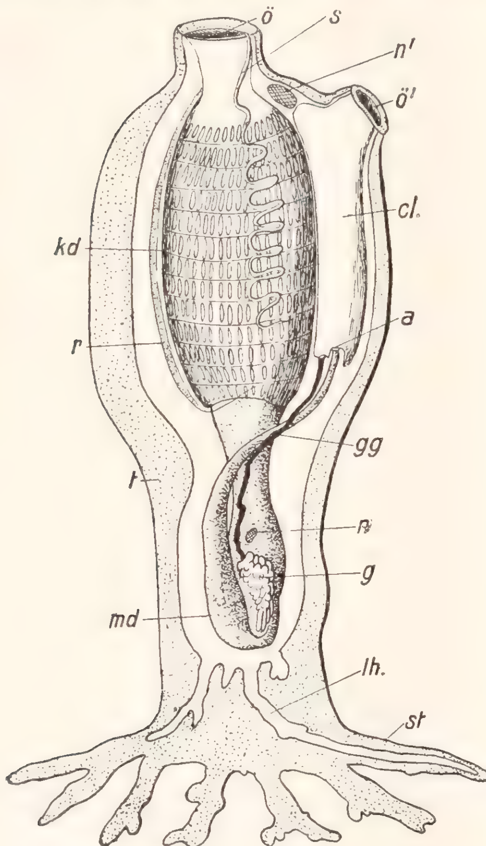


Fig. 13.



Fig. 13. Organisation einer einfachen Ascidie (nach HALLER). *ö* Mund, *ö'* Auswurfsöffnung, *cl* Kloake, *a* After, *md* Mitteldarm, *kd* Kiemendarm, *gg* Genitalgang, *g* Gonade, *s* Flimmerrinne, *r* Endostyl, *st* Stolonen, *lh* Höhlungen in diesen, Stolonengänge, *t* Tunica, *n'* Ganglion.

C. Ein Stück des Kiemennetzes von *Cione intestinalis* stärker vergrößert, um die Kiemenspalten zu zeigen (nach HERTWIG).

Unter den Tunicaten hat das Atmungsorgan seine vollständigste Ausbildung bei den Ascidien erfahren, wo der vordere Darmabschnitt durch zahllose, meist schlitzförmige, mitunter aber auch kompliziert gestaltete Oeffnungen in ein Gitterwerk verwandelt ist. Zahlreiche von diesem primären Gitter ausgehende Quer- und

Längsfalten, sowie Ein- und Ausbuchtungen der ganzen Darmwand sorgen für eine weitere Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche. Alle diese den Kiemenkorb zusammensetzenden Lamellen werden von Bluträumen durchzogen und sind von einem Flimmerepithel bekleidet, das einen kontinuierlichen Wasserstrom erzeugt, der bei der Ingestionsöffnung eintritt und nach Passieren des augenscheinlich sehr vollkommenen Atmungsapparates durch die Egestionsöffnung den Körper wieder verläßt (Fig. 13). Die bei den Molguliden und Cynthiiden sich findenden vielfach verzweigten Tentakel, die reiche, kapillarähnliche Verzweigungen der Blutbahnen enthalten, dürfen als echte Kiemenbäumchen gleichfalls eine größere respiratorische Bedeutung besitzen, während jene der einfachen Tentakeln der übrigen Ascidien gegenüber der Funktion des Kiemendarms wohl nicht in Betracht kommt (Seeliger, 5, p. 281).

Wesentlich einfacher ist der Atmungsapparat der Appendicularien, bei welchen der sackartige Kiemendarm jederseits nur eine Kiemenspalte besitzt, die durch den sogenannten Spiraculargang nach außen führt; durch die in diesem letzteren enthaltenen kräftigen Wimperringe wird ein meist von der Mundöffnung nach den Spiracula, zeitweise aber auch in umgekehrter Richtung verlaufender Wasserstrom kontinuierlich an der dünnen Wandung des Kiemendarms vorbeigeführt, in deren unmittelbarer Nähe die Bluträume sich befinden. Diffuse Hautatmung dürfte bei diesen zarten Tieren die Darmatmung in hohem Maße unterstützen.

Bei den Salpen entspricht dem Kiemendarm der große tonnenförmige Hohlraum des Körpers, dessen Wasserfüllung durch die gleichzeitig der Fortbewegung dienenden Kontraktionen der Muskelbänder erneuert wird und nur durch eine dünne Epithelwand von den Gefäßräumen getrennt ist. Hierzu kommt noch der quer durch diesen Hohlraum gespannte, reich mit Bluträumen durchsetzte Kiemenbalken, dessen Flimmerung jedoch gegenüber der zur Zusammenziehung des ganzen Körpers führenden Muskelwirkung für die Erneuerung des Wassers nur eine untergeordnete Rolle spielen kann (Delage und Hérouard, 1, p. 183).

Auch beim *Amphioxus* ist der vordere Darmabschnitt durch zahlreiche von Septen überbrückte Spalten in einen mächtigen von Gefäßen durchzogenen Kiemenkorb umgewandelt, dessen Oeffnungen bei jungen Tieren direkt nach außen, bei den erwachsenen in den Peribranchialraum führen, der durch das Spiraculum nach außen mündet und von einem durch den Schlag von Wimperzellen in Bewegung gesetzten Wasserstrom durchzogen wird.

Ueber besondere respiratorische Eigenschaften des Blutes der genannten Tierarten ist nichts Sicheres bekannt, bei der großen Vollkommenheit des Atmungsapparates erscheinen solche auch kaum erforderlich. Doch rührt die Eigentümlichkeit der Blutkörperchen mancher Ascidien, nach dem Tode des Tieres unter dem Einfluß verschiedener Agentien eine blauschwarze Färbung anzunehmen, nach den neuesten Untersuchungen Henzes (3) von einem Chromogen her, das Vanadium, wahrscheinlich in Form von Vanadinsäure, enthält, deren Bedeutung möglicherweise in ihrer O_2-übertragenden Wirkung zu suchen ist. Griffiths (2) will aus dem Blute einiger Tunicaten ein „Achroglobin" dargestellt haben, von welchem 100 g 149 ccm O_2 binden sollen. Die Angabe ist nach Winterstein (6) unglaubwürdig. Dieser hat in der nach Durchschneidung des unteren Teiles des Cellulosemantels von *Ascidia mammillata* ausfließenden zellreichen Flüssigkeit ein geringeres O_2-Bindungsvermögen als im Seewasser und einen ganz auffallend niedrigen CO_2-Gehalt (0,24—0,29 Vol.-Proz.) festgestellt; der letztere erklärt sich durch die von Henze aufgedeckte stark saure Reaktion des Blutes.

Literatur.

Prochordaten.

1. **Delage, Y., et Hérouard, H.,** *Traité de Zoologie concrète, T. 8, Paris 1898.*
2. **Griffiths, A. B.,** *Sur la γ-achroglobine, nouvelle globuline respiratoire. Compt. rend. Acad., T. 115 (1892), p. 738.*
3. **Henze, M.,** *Untersuchungen über das Blut der Ascidien. I. Ztschr. physiol. Chem., Bd. 72 (1911), p. 494.*
4. **Lang, A.,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Jena 1888.*
5. **Seeliger, O.,** *Tunicata. Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 3, Suppl.*
6. **Winterstein, H.,** *Zur Kenntnis der Blutgase wirbelloser Seetiere. Biochem. Ztschr., Bd. 19 (1909), p. 384.*

(Bezüglich der anatomischen Angaben vgl. 1, 4 u. 5.)

VI. Mollusken.

Mit Rücksicht auf die Art des Gasaustausches teilt man die Mollusken zweckmäßig in Wasser- und Luftatmer ein, wenn auch, wie wir sehen werden, eine scharfe Scheidung dieser beiden Atmungsformen keineswegs durchführbar ist.

A. Wasseratmung.

Die wasseratmenden Mollusken, denen die weitaus überwiegende Mehrzahl zugehört, verfügen im allgemeinen über wohlausgebildete Atmungsorgane in Form von Kiemen. Die Anatomen unterscheiden die echten Kiemen oder Ctenidien, die in der Mantelhöhle gelegene Fortsätze der Leibeswand darstellen, von den sekundären oder adaptativen Kiemen, wie sie z. B. in den Kranzkiemen der Patelliden oder den Analkiemen der Dorididen vorliegen; doch besitzt diese Unterscheidung nur morphologisches Interesse, da die Funktion dieser verschiedenen Bildungen völlig die gleiche ist.

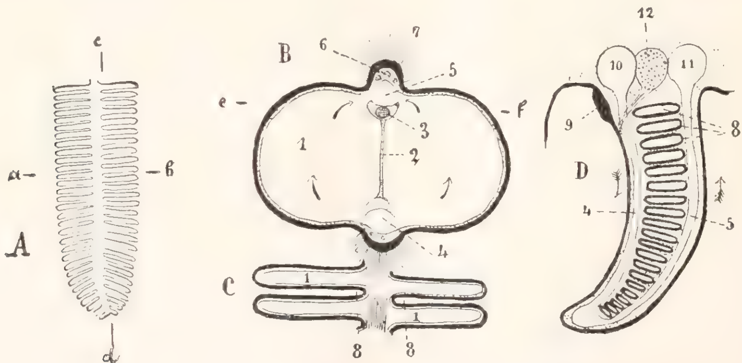


Fig. 14. Bau eines *Chiton*-Ctenidiums, nach Haller aus Lang-Hescheler. **A** Einzelkieme mit den zweizeilig angeordneten Kiemenblättchen. **B** Querschnitt der Kieme in der Richtung *a—b* in Fig. **A**. *1* schmaler Blutraum in den Kiemenblättchen, *2* Scheidewand in der Achse, *3* Längsmuskel, *4* zuführendes Kiemengefäß, *5* abführendes Kiemengefäß, *6* Nerven, *7* lange Cilien auf der Kiemenachse. **C** 2 Paar Kiemenblättchen, senkrecht auf ihre Fläche in der Richtung *e—f* der Fig. **B** durchschnitten, horizontal, mit Bezug auf die Einzelkieme, *1* wie in Fig. **B**, *8* Zwischenraum zwischen zwei aufeinander folgenden Kiemenblättchen. **D** Längsschnitt durch die Kieme, etwas seitlich von der Achse, parallel zu ihrer Scheidewand, in der Richtung *c—d* der Fig. **A**. Der Schnitt ist ein Teilstück eines Querschnittes durch den Körper. Bezeichnungen wie in Fig. **B** und **C**, außerdem: *9* Riechwulst des Kiemenepithels, *10* allgemeines zuführendes, *11* allgemeines abführendes Kiemengefäß, *12* Pleurovisceralstrang des Nervensystems. Das Kiemenepithel ist überall durch eine dicke schwarze Konturlinie angedeutet.

In ihrer Grundform, von welcher sich die übrigen meist ableiten lassen, erscheint die Kieme (z. B. bei den Chitoniden) in Gestalt einer das zuführende Gefäß enthaltenden Achse, von welcher nach beiden Seiten hin die Kiemenblättchen abgehen, die einen flachen Bluthohlraum einschließen, aus dem das Blut nach erfolgtem Gasaustausch in das der Kiemenachse gegenüberliegende abführende Blutgefäß gelangt (Fig. 14). Von dieser Grundform sind mannigfaltige Abweichungen zu beobachten (vgl. Fig. 15), bezüglich deren Beschreibung auf die Lehr- und Handbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie verwiesen werden muß (Cooke, 3; Lang, 52 u. a.). Hier sei nur noch kurz auf die Einrichtungen hingewiesen, die zum Zwecke der Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche getroffen erscheinen.

Diese Einrichtungen bestehen im wesentlichen in einer Verlängerung und Faltung der Kiemenblättchen. In sehr schöner Weise ist der Vorgang der Oberflächenvergrößerung bei den Lamellibranchiern zu beobachten, wo bei den Fadenkiemen die Kiemenblättchen zu zarten Fäden ausgezogen sind, die in der Mitte gefaltet wieder zurücklaufen, und bei den Blattkiemen durch Verwachsungen sowohl des aufsteigenden mit dem absteigenden Teile der Kiemenfädchen, sowie der benachbarten Kiemenfädchen untereinander ein ganzes Netz- oder richtiger Balkenwerk entsteht, das in allen seinen Verbindungsbrücken von Blut

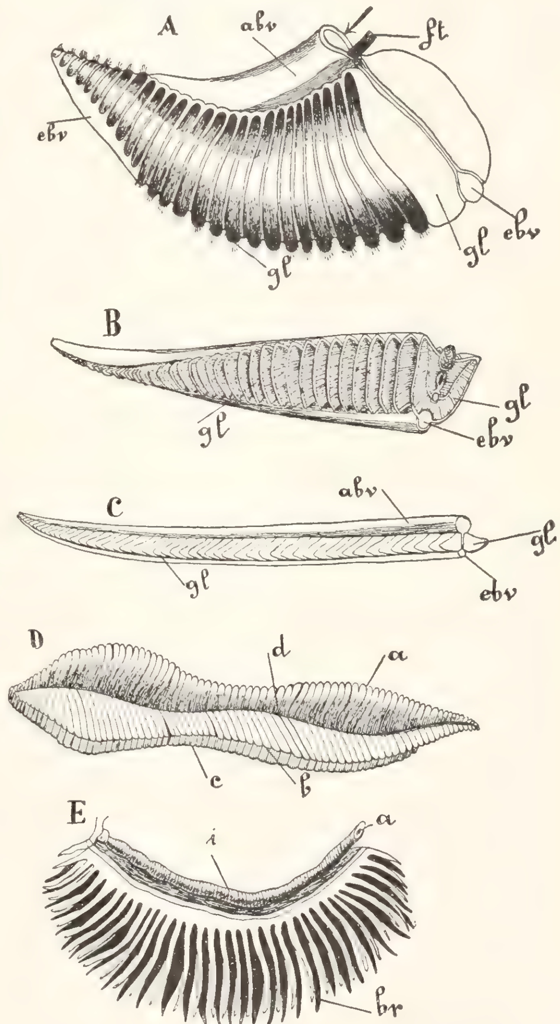


Fig. 15. Ctenidien verschiedener Mollusken, nach Ray-Lankester, aus Lang-Hescheler. A *Chiton*. B *Sepia*. C *Fissurella*. D *Nucula*. E *Paludina*. *ft* Kiemenlängsmuskel, *abv* zuführendes Kiemengefäß, *ebv* abführendes Kiemengefäß (Kiemenvene), *gl* paarige Lamellen (Blättchen) der zweizeilig gefiederten Kieme; in D *d* Lage der Achse, *a* innere, *b* und *c* äußere Reihe von Kiemenlamellen; in E bedeutet: *i* Enddarm, *br* Kiemenfäden, *a* Anus.

und in allen dazwischenliegenden Lücken von Atemwasser durchzogen wird und so eine respiratorische Oberfläche von sehr ansehnlicher Größe repräsentiert (vgl. 16 u. 17). Eine sehr hohe Ausbildung hat der Atmungsapparat auch bei den Cephalopoden erlangt. Bei *Sepia* tragen die Kiemenblättchen, die überdies an ihrer Basis einen gleichfalls von Atemwasser durchzogenen Raum einschließen,

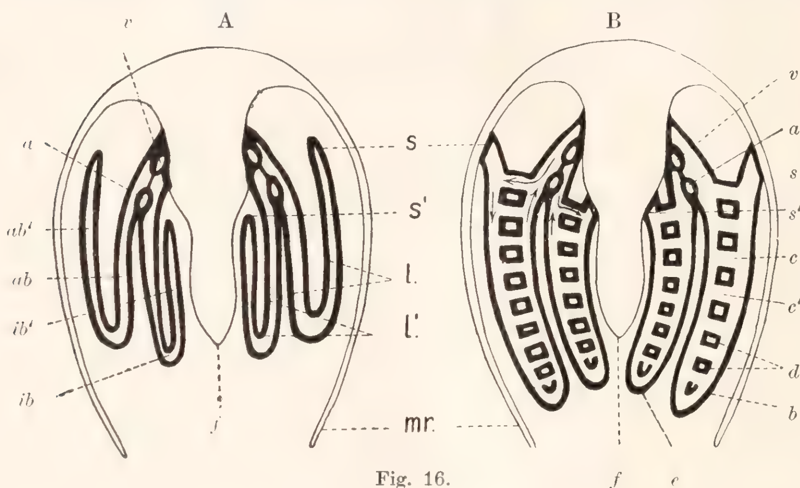


Fig. 16.

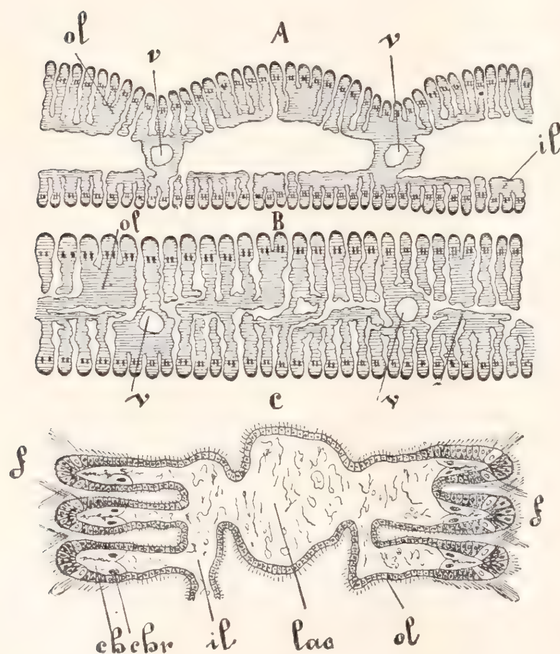


Fig. 17.

Fig. 16. Schematische Querschnitte: A durch einen Filibranchier, B durch einen Eulamellibranchier (nach Haller). *a* Arterie, *v* Vene, *ab'* äußere, *ab* innere Hälfte des äußeren Atemsackes, *ib'* innere, *ib* äußere Hälfte des inneren Atemsackes, *s* an den Mantel angewachsene Stelle des äußeren Atemsackes, *s'* gleiche Stelle am Fuß des inneren Atemsackes, *eb* freie Enden der sekundären Kiemenblätter, *mr* Mantelrand, *f* Fuß.

Fig. 17. Stücke von Querschnitten durch die Kiemenblätter von *Anodonta*, nach Peck aus Lang-Hescheler. A äußeres, B inneres Kiemenblatt; man sieht bei jedem Kiemenblatt die Querschnitte seiner beiden Lamellen und die interfoliären sowohl als die interfilamentären Verbindungsbrücken. C ein Teil von B, stark vergrößert, *ol* äußere, *il* innere Lamelle eines Kiemenblattes, *v* Blutkanäle, *f* die einzelnen Kiemenfäden, aus denen die Kiemenlamellen bestehen, *lac* Lakunengewebe, *ch* Stützgewebe der Kiemenfäden mit festeren Stützstäben *chr*.

auf beiden Seiten alternierend stehende senkrechte Falten, die ihrerseits wieder eine auf dem ersten System senkrecht stehende Fältelung zeigen (Fig. 15 B). Noch bedeutend größer als bei den Decapoden ist die respiratorische Oberfläche der Octopoden, wo die Kiemenblättchen nicht nur gefaltet, sondern auf beiden Seiten mit sekundären Lamellen besetzt sind, von welchen wieder solche 2., 3. Ordnung usw. bis zu Lamellen 7. Ordnung abgehen (Joubin, 20), die alle frei beweglich im Wasser flottieren, woraus ein Atmungsorgan resultiert, das an Vollkommenheit wohl das fast aller übrigen Wasseratmer übertrifft. In der Tat werden wir bei Besprechung der Blutgase sehen, in wie vollendeter Weise diese Kiemen ihrer Aufgabe der Arterialisierung des Blutes nachkommen.

Was die absolute Größe der Kiemenflächen anlangt, so hat Joubin (20, p. 111) die Oberfläche beider Kiemen einer *Sepia* auf 1700—1800 qcm geschätzt. Nicht einmal den zehnten Teil dieses Wertes beträgt die Zahl, zu der Pütter (34) bei einer Messung gelangt sein will, indem er für eine *Sepia* von 193 g Gewicht eine Gesamtkiemenfläche von 165,2 qcm angibt. Der Joubinsche Wert wäre ganz auffallend hoch, während Pütter wieder die Fältelung 3. Ordnung nicht berücksichtigt zu haben scheint und daher einen viel zu niedrigen Wert berechnet haben dürfte. Sehr groß ist auch nach Pütter die Kiemenfläche der Muscheln, die bei einer 6,2 g schweren *Lima* zu 55,6 qcm bestimmt wurde; hierbei ist noch zu bedenken, daß in Anbetracht der oben geschilderten Kompliziertheit der Kiemenstruktur die Messung wohl kaum sehr exakt durchführbar gewesen sein dürfte, und daß die Kiemen von *Lima* keineswegs zu den vollkommensten Lamellibranchiatenkiemen gehören. Auch die Kieme mancher Gastropoden zeigt eine relativ bedeutende Oberfläche; so maß Pütter bei einer (ohne Schale) 9 g schweren *Murex* eine Kiemenfläche von 21 qcm. In anderen Fällen war die Kiemenfläche wieder sehr klein, so bei einer *Chromodoris* von etwas über 0,1 g Gewicht nur 0,068 qcm, bei einer *Aplysia* von 4 g Gewicht nur 1 qcm; doch bemerkt Pütter mit Recht, daß in diesen Fällen die Kieme zweifellos nur einen kleinen Teil der von Kieme + Haut dargestellten respiratorischen Gesamtfläche darstellt, die im ersteren Falle zu etwa 1,5, im zweiten Falle zu etwa 19 qcm geschätzt wurde. Tatsächlich fehlen, wie gleich noch erwähnt werden soll, einem Teil der Mollusken Kiemen vollständig.

Bei den Lamellibranchiern, den Cephalopoden und einem Teile der Gastropoden sind zwei Kiemen vorhanden, bei der Mehrzahl der Gastropoden aber ist die eine Kieme rückgebildet und das Atmungsorgan asymmetrisch. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Mollusken sind die Kiemen, wie schon erwähnt, in eine vom Mantel gebildete Höhle eingeschlossen. Durch Verwachsung der Mantelränder bis auf eine oder zwei, mitunter zu Röhren (Siphonen) ausgezogene Oeffnungen kann die Kiemenhöhle in einen fast völlig abgeschlossenen Atemraum verwandelt sein, in welchem das Wasser durch den Schlag des die Kiemen bedeckenden Wimperkleides in bestimmte Richtung getrieben wird (s. Atmungsmechanik). Dieses Wimperkleid fehlt den Kiemen der Cephalopoden, bei denen der Mantel selbst zu einem überaus wirkungsvollen Organ der Atmungsmechanik (s. d.) umgestaltet ist.

Manchen im Wasser lebenden Mollusken, besonders Gastropoden

(z. B. den Elysiden, Limapontien, Phyllirrhoiden) gehen eigene Atmungsorgane vollständig ab; der Gaswechsel erfolgt hier der Hauptsache nach durch diffuse Hautatmung, der überhaupt bei fast allen Mollusken eine große Bedeutung zukommen dürfte. Unterstützt erscheint diese bei den Aeolidiern durch eigenartige, anscheinend eine Oberflächenvergrößerung bezweckende Hautanhänge, sogenannte Cerata, in die sich häufig Fortsätze des Darmtractus erstrecken, die mitunter sogar an der Spitze nach außen münden können (Fig. 18). Daß diese Anhänge jedoch keineswegs lebenswichtig sind, ergibt sich aus Beobachtungen von QUATREFAGES (35), der Tiere nach völliger Beseitigung aller Hautanhänge Monate lang weiterleben sah. Auch nach HERDMANN (18) würde die Hauptfunktion der Cerata nicht eine respiratorische, sondern die eines Schutz- und Abschreckungsmittels sein. Auch die Darmatmung dürfte bei manchen Mollusken unterstützend hinzutreten, worauf schon die eigentümlichen Beziehungen der genannten Hautanhänge zum Darmtractus hindeuten. Bei Phillirhoe würde nach MILNE-EDWARDS (27, p. 47) eine häufige Aufnahme von Wasser in die vom Darm ausgehenden Blindschläuche stattfinden. Auch bei den gleichfalls der Kiemen entbehrenden Scaphopoden ist eine Aufnahme von Wasser in das Rectum durch eine Art von Schluckbewegungen beobachtet worden (LACAZE-DUTHIERS, 24) und SIMROTH (39) hat die hier sich findende tubulöse Rektaldrüse, deren Wandungen mit Wimpern versehen sind, geradezu als eine Wasserlunge gedeutet.



Fig. 18. Schnitt durch drei junge Cerata von *Aeolis papillosa*, nach HECHT aus LANG-HESCHELER. Man sieht die Verbindung der Cnidophorentasche mit den Divertikeln der Verdauungsdrüse, die sich in die Rückenanhänge hineinerstrecken. *1* äußere Mündung der Cnidophorentasche, *2* Cnidophorentasche, *3* Verbindung der Cnidophorentasche und des Divertikels der Verdauungsdrüse *5*, *4* Rückenanhänge (Cerata), *6* Intestinum.

Manche Gastropoden sind als Doppelatmer gleichzeitig mit Einrichtungen zur Luft- und zur Wasseratmung versehen. Bei den amphibisch lebenden Ampullarien ist die Kiemenhöhle zum Teil zur Luftatmung in eine Lungenhöhle umgewandelt, gleichzeitig aber auch noch eine der Wasseratmung dienende Kieme erhalten geblieben. Tatsächlich atmen diese Tiere, wie FISCHER und BOUVIER (10) und RAMANAN (37) beobachtet haben, wenn sie an die Oberfläche des Wassers emporkriechen, abwechselnd Luft, welche mittels des über die Wasseroberfläche emporgestreckten Sipho durch Expansion der Mantelhöhle in die als Lunge fungierende linke Kammer der Kiemen-

höhle aufgenommen wird, und Wasser, welches in die mit einer großen Kieme ausgestattete rechte Kammer der Kiemenhöhle gelangt. Unter Wasser wird nur die Kieme, bei den Ausflügen an Land nur die Lunge zur Atmung verwendet. Aber auch die durch Anpassung an das Landleben zur „Lunge“ umgewandelte Kiemenhöhle selbst dient bei den Süßwasserpulmonaten im jugendlichen Zustande, bei manchen Arten sogar dauernd zur Wasseratmung. Diese eigenartigen Verhältnisse sollen bei Besprechung der Luftatmung noch genauer erörtert werden.

B. Luftatmung.

Die Lamellibranchier sind ausschließlich Wasseratmer. Aus dem Wasser herausgeholt verschließen sie ihre Schale hermetisch, bis sie wieder ins Wasser zurückgebracht werden oder die beginnende Erstickung die Kraft ihrer Schließmuskeln lähmt. Auch die Cephalopoden sind als hochorganisierte Wasserbewohner ausschließlich der Wasseratmung angepaßt. Anders die Gastropoden, bei denen auch viele noch wasseratmende Formen eine bemerkenswerte Befähigung und zum Teil auch Neigung zur Luftatmung aufweisen, ein anderer Teil das Wasserleben vollständig aufgegebenen und sich zu ausschließlichen Luftatmern umgewandelt hat.

Eine Gruppe mariner Gastropoden, die Littoriniden, bietet ein interessantes Beispiel des allmählichen Uebergangs von der Wasser- zur Luftatmung. Während *Littorina littorea* im allgemeinen stets unter Wasser bleibt, und während der Ebbe sich in den vom Wasser zurückgelassenen Tümpeln aufhält, kriecht *Littorina obtusata* auf den frei liegenden Wasserpflanzen umher. *Littorina rudis* hält sich an der Hochflutgrenze auf, manche so, daß sie nur von den höchsten Wellen überflutet werden (Willem, 41). In den Tropen lebende Littorinen ertragen den Aufenthalt im Trockenen Monate hindurch unbeschadet (Cooke, 3). Dieser Uebergang zum Landleben prägt sich auch anatomisch aus in einer beginnenden Rückbildung der Kiemen und in dem ersten Auftreten eines respiratorischen Gefäßnetzes in der Mantelhöhle, die während des Aufenthaltes außer Wasser mit Luft gefüllt wird (Willem, 41; Pelseneer, 31). Aehnliches gilt für manche Cerithiiden und Neritiden. Piéron (32) sah *Littorina littorea* bei sinkendem O_2-Gehalt des Wassers an die Luft kriechen und will durch Besetzen des Aquariums mit grünen Pflanzen einen Tag- und Nachtrhythmus im Wandern erzielt haben, indem die Tiere in der Nacht das Wasser verließen und es bei Licht wieder aufsuchten (?).

Noch deutlicher ausgesprochen ist der Uebergang von der Wasser- zur Luftatmung bei den schon erwähnten Ampullarien. Bei den Pulmonaten schließlich ist mit dem völligen Verlust der Kiemen der Uebergang zu den Landformen vollendet; die Kiemenhöhle ist zu einer Lungenhöhle geworden, in der oft durch Leisten und Falten für eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche und durch ein dichtes Blutgefäßnetz für einen ausreichenden Gasaustausch gesorgt ist (Fig. 19). Auch das Epithel hat durch Abplattung der Zellen und das Vorhandensein reichlicher Blutlacunen eine besondere Anpassung an seine Funktion erfahren (Calugareanu und Dragoin, 2). Die Größe der Lungenfläche würde nach Hesse (19) bei *Helix pomatia* im Mittel aus 10 Bestimmungen 13 qcm betragen (9,8—17,6).

Eine eigenartige Organisation zeigt die Lunge der Janelliden, bei welcher die sehr kleine durch ein dorsales Atemloch mit der Außenwelt kommunizierende Atemhöhle zahlreiche, sich vielfach verästelnde Divertikel aufweist, die in einen geräumigen Blutsinus tauchen. Wegen der Aehnlichkeit dieser Divertikel mit den Tracheenbäumchen der Insekten hat man diese Lunge auch als Tracheallunge (Büschellunge) bezeichnet (Plate, 33).

Besonders eigenartige Verhältnisse sind dadurch entstanden, daß ein Teil der Pulmonaten sich wieder an das Wasserleben adaptiert hat. Die Limnäiden kommen im allgemeinen in regelmäßigen Zwischenräumen an die Oberfläche des Wassers empor, um Luft zu schöpfen. Im Jugendzustande füllen alle Süßwasserpulmonaten ihre Lungenhöhlen rhythmisch mit Wasser, wie Dumortier (9) durch

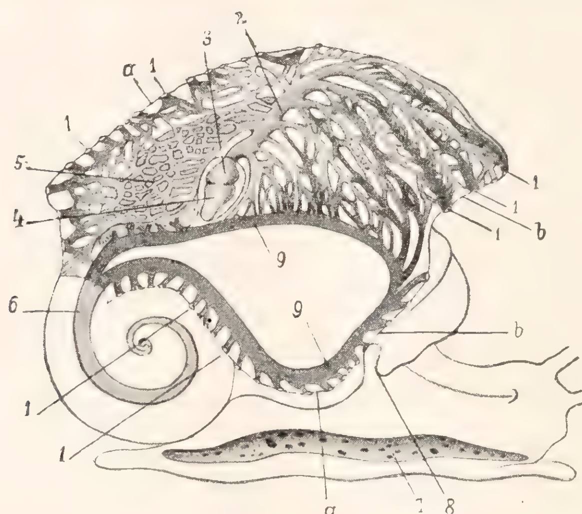


Fig. 19. Helix. Die Lungendecke dem Rectum und ihrem dem Nacken verwachsenen Rand entlang durchschnitten und zurückgeklappt, zur Demonstration des Blutgefäßsystems, nach Howes, aus Lang-Hescheler. Die Lungenvenen sind hell, die zuführenden Lungengefäße und venösen Sinusse dunkel gehalten. *aa, bb* zusammengehörige Schnittränder, *1* zuführende Lungengefäße, welche ihr (venöses) Blut aus dem großen venösen Ringsinus *9* beziehen. Dieser letztere erhält sein Blut aus den großen Körpersinussen, von denen der des Eingeweidesackes *6* und der rechte Fußsinus *7* dargestellt sind. Die abführenden Lungengefäße sammeln das an der Lungendecke arteriell gewordene Blut und führen es durch die Lungenvene *2* zum Vorhof *3* des Herzens. *4* Herzkammer, *5* Nierenkreislauf, *8* Atemloch.

Zusatz von unlöslichen Partikelchen zum Wasser nachweisen konnte; erst in einer vorgerückten Entwicklungsstufe setzt die Luftatmung ein. Manche Arten aber haben die Luftatmung dauernd wieder aufgegeben. Schon Moquin-Tandon (29) hatte beobachtet, daß manche Limnäiden 8–19 Tage ungeschädigt unter Wasser gehalten werden können und daraus geschlossen, daß die Atemhöhle der Limnäiden ebensowohl als Lunge wie als Kieme zu fungieren vermöge. Forel (11) fand Limnäiden im Genfersee in Tiefen bis zu 250 m; bei Eröffnung unter Wasser fand er die Atemhöhle stets mit Wasser gefüllt, aber sobald die Tiere ins Aquarium gebracht wurden, begannen sie sogleich wieder an die Oberfläche zu kommen und Luft zu schöpfen. Von Siebold (38)

hat in verschiedenen Gebirgsseen und auch in gut durchlüfteten Aquarien manche Limnäiden nie an die Oberfläche des Wassers kommen sehen. Auch neuerdings wieder hat WILLEM (42) festgestellt, daß sowohl *Limnaea* wie *Planorbis* in stark durchlüfteten Aquarien kein Bedürfnis haben, an die Oberfläche zu kommen; er sah die Schnecken unter diesen Bedingungen innerhalb 10 Tagen nicht ein einzigesmal Luft schöpfen. Andererseits aber konnte PAULY (30), der die Beobachtungen v. SIEBOLDS bestätigte und weiter verfolgte, zeigen, daß keineswegs alle Limnäiden der Bergseen, die man niemals an die Wasseroberfläche emporsteigen sieht, die Luftatmung aufgegeben haben. Er fand, daß die überwiegende Mehrzahl der Tiere bei mechanischer Reizung aus ihrer Atemhöhle Luft entleerte, und konnte nachweisen, daß diese von den Luftblasen stammt, die von den mit Luft übersättigten unterirdischen Zuflüssen in großen Mengen am Boden der Seen abgesetzt und von den Schnecken mit großer Geschicklichkeit in ihre Atemhöhle aufgesogen werden, ein Vorgang, den er auch an im Aquarium gehaltenen Tieren, die am Emporsteigen zur Oberfläche verhindert waren, in seinen Einzelheiten verfolgen konnte. Diese Aufnahme unter Wasser befindlicher Luft, die ein Emporsteigen überflüssig macht, wird nach PAULY sehr wesentlich unterstützt durch die Hautatmung, die so intensiv ist, daß er eine *Limnaea stagnalis* drei Monate unter Wasser am Leben erhalten konnte, obwohl das Tier seine Atemhöhle andauernd völlig geschlossen hielt. Allerdings konnte PAULY an Tieren, die zur Ausstoßung der Luft aus ihrer Atemhöhle veranlaßt worden waren, auch eine Wasseratmung beobachten, die jedoch nur sehr unbeträchtlich gewesen sein soll. Das Leben der in großen Tiefen sich aufhaltenden Schnecken würde nach ihm im wesentlichen durch die Hautatmung erhalten werden, zu welcher die Haut durch ihre reichliche Vascularisation befähigt würde.

Bei manchen Pulmonaten hat die Rückanpassung an das Wasserleben sogar wieder zur Ausbildung von Kiemen geführt (Pulmobranchier, Planorbis, Siphonarien). Doch soll merkwürdigerweise der mit einer Kieme versehene *Planorbis corneus* nach PELSENEER (31) niemals Wasser in die Lungenhöhle aufnehmen, die auch unter Wasser mit Luft gefüllt bleiben und in mit Farbstoffpartikeln versetztem Wasser auch innerhalb 24 Stunden sich nicht färben soll. Die Lungenhöhle des kleinen *Planorbis cristatus* hingegen ist nach WILLEM (41) stets mit Wasser gefüllt. Die Fähigkeit zur Luftatmung ist hier völlig verloren gegangen; auch das in einem feuchten Gefäß gehaltene Tier nimmt keine Luft auf, sondern geht nach Verdunsten des Wassers zugrunde.

Als eine zum Wasserleben zurückgekehrte Form sind vermutlich auch die gleichfalls zu den Pulmonaten gerechneten Oncidien aufzufassen, von denen ein Teil mehr das Land-, andere mehr das Wasserleben bevorzugen. Das von JOYEUX-LAFFUIE (21) genauer studierte *Oncidium celticum* verbringt den größten Teil seines Lebens im Meer und hält sich nur zeitweise während der Ebbe am trockenen auf. Seine Atmung unter Wasser erfolgt nach JOYEUX-LAFFUIE durch die Haut, hauptsächlich durch die zahlreichen, sehr reich vaskularisierten Papillen, welche sich auf der Außenfläche des Mantels befinden. Unter Wasser gehaltene Tiere konnte er ohne Schädigung über einen Monat am Leben erhalten. Am Lande aber bedienen sich die Tiere zur Luftatmung ihrer Atemhöhle, über deren organologische Stellung

ein Streit unter den Morphologen entbrannt ist, der weiter kein physiologisches Interesse beansprucht.

So repräsentieren die Pulmonaten in interessanter Weise alle Uebergänge von der ersten anscheinend nur bei unzureichendem Sauerstoffgehalt des Wassers auftretenden Luftatmung bis zum vollkommenen Verlust der Fähigkeit, das Wasser in ausreichendem Maße als respiratorisches Medium verwerten zu können.

C. Blutgase der Mollusken.

Bei den Mollusken finden sich zwei respiratorische Farbstoffe, das Hämocyanin und das Hämoglobin; das erstere bei Lamellibranchiern, Gastropoden und Cephalopoden, das zweite nur bei Lamellibranchiern und einem Gastropoden (Planorbis).

1. Hämocyaninhaltiges Blut.

Nachdem schon Harless (16) einige, zum Teil allerdings ganz verkehrte Angaben über die Farbenveränderungen des blauen Cephalopodenblutes unter dem Einfluß von Sauerstoff- und Kohlensäuredurchleitung gemacht hatte, die von Bert (1) und von Rabuteau und Papillon (36) bestätigt, bzw. richtiggestellt wurden, hat zuerst Fredericq (12) das Verhalten des Blutes bei *Octopus vulgaris* genau untersucht, die Entfärbung des Blutes bei längerem Stehen, im Vacuum, sowie unter dem Einfluß reduzierender Agentien, den Wiedereintritt der Blaufärbung unter dem Einfluß des Luftsauerstoffs beobachtet und den auch schon von Paul Bert bei *Sepia* bemerkten Unterschied zwischen dem (farblosen) venösen und dem (blauen) arteriellen Blut im lebenden Tier, sowie die Entfärbung des arteriellen Blutes bei Erstickung des Tieres hervorgehoben; er konnte nachweisen, daß diese mit der Bindung, bzw. Entziehung des Sauerstoffs zusammenhängende Farbenveränderung bedingt wird durch die Anwesenheit eines im Plasma gelösten, von ihm als Hämocyanin bezeichneten Eiweißkörpers, dem er eine dem Hämoglobin der Wirbeltiere entsprechende Funktion zuschrieb. Seine Vermutung, daß das Sauerstoffbindungsvermögen des Hämocyanins etwa dem des Hämoglobins entspreche, hat sich jedoch nicht bestätigt.

Allerdings wollte Griffiths (14), der die ersten quantitativen Angaben über den Sauerstoffgehalt hämocyaninhaltigen Blutes gemacht hat, bei verschiedenen Mollusken (*Sepia*, *Octopus*, *Loligo*, *Murex*) einen O_2-Gehalt von 12,9—14,6 Proz. (und einen CO_2-Gehalt von 29—32 Proz.) gefunden haben, seine Angaben sind jedoch, wie Winterstein (43) an *Octopus* gezeigt hat, vollkommen unrichtig und — da durch methodische Fehler nicht erklärbar — anscheinend völlig aus der Luft gegriffen.

Auf titrimetrischem Wege (nach der Methode von Schützenberger haben zuerst Cuénot (4) und später Dhéré (6) den O_2-Gehalt des luftgesättigten Blutes von *Helix pomatia* untersucht und Werte von 1,15—2,2 Proz. gefunden; auch auf gasanalytischem Wege fand später Cuénot (5) in einem Versuche an *Helix aspera* einen O_2-Gehalt von 1,2 Proz. Bei *Octopus vulgaris* fand Henze (17) durch Auspumpung in zwei Versuchen 3,09 bzw. 3,7 Proz. O_2,

Dhéré (7) nach der Methode von Schützenberger in zwei Versuchen 4,2 bzw. 3,9 Proz. O_2.

Neuerdings hat Winterstein (43) eingehendere Untersuchungen über die Blutgase von *Octopus vulgaris* angestellt. Er fand in einer größeren Zahl von Versuchen das O_2-Bindungsvermögen des mit Luft gesättigten Blutes zu 4,2—5,0 Proz. Da nach Henze das Blut von *Octopus* etwa 9 Proz. Hämocyanin enthält, so würde die O_2-Kapazität dieses Farbstoffes ca. 0,5 ccm pro 1 g betragen. Die Bestimmung des Gasgehaltes des im lebenden Tier zirkulierenden Blutes ergab, daß das arterielle Blut nur 0,2—0,3 Proz. O_2 weniger enthält als das mit Luft gesättigte, mithin — besonders in Anbetracht der im allgemeinen nicht ganz vollständigen Luftsättigung des Aquariumwassers — für den in dem respiratorischen Medium herrschenden O_2-Druck recht vollständig mit O_2 gesättigt ist, während das venöse Blut nur einen ziemlich geringen O_2-Gehalt (0,00—0,93 Proz.) aufwies. Als Beispiel sei ein Versuch angeführt, in welchem der Gasgehalt des arteriellen, des venösen und des mit Luft gesättigten Blutes bei ein und demselben Tier bestimmt wurde:

	100 Teile Blut enthielten ccm		
	CO_2	O_2	N_2
Venöses Blut	6,56	0,40	1,09
Arterielles Blut	3,94	4,64	1,67
Luftgesättigtes Blut	1,82	4,85	1,36

Aus diesen Versuchen ergibt sich in völliger Uebereinstimmung mit der oben erörterten morphologischen Vollkommenheit des Atmungsapparates seine große physiologische Leistungsfähigkeit, vermöge deren der O_2-Gehalt des Blutes bei seinem Durchgange durch die Kiemen von einem sehr niedrigen Wert bis zu weitgehender Sättigung erhoben wird. Der Stickstoff scheint im Blute einfach absorbiert zu sein. Der CO_2-Gehalt wurde auch im venösen Blute verhältnismäßig sehr niedrig gefunden (5,62—9,13 Proz.), eine Erscheinung, auf deren Deutung wir noch später im Zusammenhange zurückkommen werden.

Ueber die Gasspannung des arteriellen Cephalopodenblutes hat neuerdings Fredericq (13) mit der mikrotonometrischen Methode von Krogh Untersuchungen angestellt, die erweisen, daß auch hier die Diffusionstheorie zur Erklärung des Gasaustausches völlig ausreicht (vgl. Allgemeinen Teil). Die CO_2-Spannung war im allgemeinen (ebenso wie im Seewasser) unwahrnehmbar gering. Die Werte der O_2-Spannung schwankten je nach der Färbung des Blutes (d. h. den Atmungsbedingungen des Tieres). In der Farbe nach gut arterialisiertem Blut betrug sie in je einem Versuche bei *Sepia officinalis* 3,7, bei *Eledone moschata* und *Octopus macropus* je 5 Proz. Atm., bei schwächerer Blaufärbung war sie geringer. Bei großen Exemplaren von *Octopus vulgaris* mit kräftiger Atmung, deren Blut so blau war, daß es beim Schütteln mit Luft nicht mehr nachdunkelte, ergab sich eine O_2-Spannung von 7,5—11,3 Proz., also immer noch ein viel geringerer O_2-Druck als in dem vorzüglich durchlüfteten Wasser der Aquarien (O_2-Druck = 18—19 Proz.). Der Vergleich der Farbe des Blutes (als Maß des Oxyhämocyaningehaltes) mit der

O_2-Spannung würde nach Fredericq zu der Annahme führen, daß die Dissoziationskurve des Oxyhämocyanins sehr ähnlich jener des Oxyhämoglobins verlaufe. Jedenfalls ergibt sich aus einem Vergleich der von Fredericq für den O_2-Druck und der von Winterstein für den O_2-Gehalt des arteriellen Blutes erhaltenen Werte, sowie aus der Beobachtung Fredericqs, daß der Farbe nach völlig mit O_2 gesättigtes Blut nur einen O_2-Druck von etwa 8—11 Proz. aufzuweisen braucht, die biologisch wichtige Folgerung, daß das Hämocyanin ähnlich wie das Hämoglobin bereits bei einem O_2-Drucke, der kaum die Hälfte des atmosphärischen beträgt, fast völlig in Oxyhämocyanin übergeführt ist.

Der Gehalt an Hämocyanin und damit das O_2-Bindungsvermögen des Blutes dürfte bei den verschiedenen Mollusken große Differenzen aufweisen. Nach Krukenberg (23) sollen der Färbung nach zu urteilen bei den Gastropoden sogar große individuelle Verschiedenheiten vorhanden sein, so daß ein allgemein gültiges Urteil über die respiratorische Bedeutung des Hämocyanins anscheinend gar nicht möglich ist. Bei *Octopus* (und vermutlich auch den übrigen Cephalopoden) ist seine Funktion zweifellos analog der des Hämoglobins der höheren Tiere.

Dhéré (6, 7) hat in der Absicht, die Beziehungen der O_2-Bindung zum Kupfergehalt des Blutes festzustellen, eine Reihe von Cu-Bestimmungen und (durch Titration) auch von O_2-Bestimmungen im Blute von *Helix* und *Octopus* und einigen Crustaceen (s. d.) ausgeführt; doch ist ein Parallelismus von O_2- und Cu-Gehalt bei seinen Versuchen nicht feststellbar.

2. Hämoglobinhaltiges Blut.

Ueber das O_2-Bindungsvermögen hämoglobinhaltigen Molluskenblutes liegt für *Planorbis* nur eine Angabe von Dhéré (8) vor; er ermittelte den Hämoglobingehalt von 100 ccm Blut kolorimetrisch zu 1,43, durch Eisenanalyse zu 1,67 g, und berechnete daraus (unter Zugrundelegung des gleichen O_2-Bindungsvermögens wie beim Säugetierhämoglobin) den maximalen Gehalt an chemisch gebundenem Sauerstoff zu 1,92—2,24 ccm pro 100 ccm Blut. Für Lamellibranchier liegen einige Angaben von Winterstein (43) vor, die jedoch keinen Anspruch auf völlige Genauigkeit erheben können, da bei der zur Gewinnung des Blutes angewandten Methodik (Zerstörung der Kiemenlamellen) eine leichte Verunreinigung mit Seewasser nicht zu vermeiden war und die gefundenen Werte daher um so niedriger waren, je mehr Individuen zu einem Versuche verwendet wurden. Die an dem Blute von *Cardita sulcata* und *Pectunculus violaceus* ausgeführten Analysen ergaben bei Luftsättigung einen O_2-Gehalt von 0,71 bis 1,12 Proz., ein auch bei Berücksichtigung der durch die Beimengung von Seewasser bewirkten Verdünnung sehr niedriger Wert, der vor allem darin seine Erklärung findet, daß es sich auch bei dem Blute dieser Tiere nur um eine ganz schwache Hämoglobinlösung handelt.

Die Ursache für das vereinzelte Vorkommen des Hämoglobins, das sich bei einzelnen Lamellibranchiern findet und ganz nahestehenden Arten abgeht, ist vielfach dunkel. Doch haben sich ebenso wie bei den Würmern auch hier mehrfach Anhaltspunkte für eine Beziehung zu der Lebensweise der Tiere ergeben. Lankester (26)

hat unter anderem darauf hingewiesen, das *Planorbis* in stagnierenden Sümpfen lebt; von den teils Hämoglobin führenden, teils nur weiße Blutzellen enthaltenden Arcaarten würde nach CUÉNOT (4) die durch ihren Hämoglobinreichtum ausgezeichnete *Arca tetragona* im allgemeinen in Gruppen dicht aneinander gedrängter und so in ihrer Bewegungsfreiheit beschränkter Individuen leben, die nur farbloses Blut führenden Arcaarten dagegen vereinzelt, mithin unter günstigen respiratorischen Bedingungen u. dgl.

3. Anderweitige Angaben über Blutgase und angebliche respiratorische Proteide.

GRIFFITHS (15) hat angegeben, daß er aus dem Blute von *Pinna squamosa* einen respiratorischen Eiweißkörper dargestellt habe, der in einer oxydierten und einer reduzierten Form existiert und in 100 g 162 ccm O_2 zu binden vermöge. Analoge farblose Proteide „Achroglobine" will GRIFFITHS aus dem Blute von *Patella, Chiton* und *Doris* dargestellt haben, sämtlich begabt mit einem hohen O_2-Bindungsvermögen (132, 120 und 125 ccm O_2 pro 100 g) und zum Teil auch hohen CO_2-Bindungsvermögen (bei *Patella* 315, bei *Chiton* 281 ccm CO_2 pro 100 g!). GRIFFITHS (14, Vol. 19) hat auch Analysen des Blutes von *Chiton* und *Patella* mitgeteilt, nach welchen dieses 12—13 Proz. O_2 und 30,5—31,5 Proz. CO_2 enthalten würde. Alle diese Angaben sind nach WINTERSTEIN (43) durchaus unglaubwürdig. Dieser fand bei einer Analyse des luftgesättigten Blutes von *Pinna* 0,57 Proz. O_2 und 5,12 Proz. CO_2 und von *Patella* (Blut von 36 Exemplaren) 0,68 Proz. O_2 und 12,57 Proz. CO_2, also weder einen besonders hohen CO_2-Gehalt noch einen über das O_2-Bindungsvermögen des Seewassers hinausgehenden O_2-Gehalt.

In dem (keinen respiratorischen Farbstoff enthaltenden) Blute von *Aplysia fasciata* und *Pholas dactylus* hat CUÉNOT (5) bei Luftsättigung die auffallend niedrigen O_2-Werte von 0,175 bzw. 0,2 Proz. gefunden, die, da sie erheblich hinter denen des Wassers zurückbleiben, das Vorhandensein eines Stoffes erweisen würden, der die Löslichkeit des Sauerstoffs herabsetzt.

In den Ganglienzellen mancher Gastropodenarten finden sich Körnchen eines gelbgrünen Pigmentes. Auf Grund einiger recht dürftiger Versuche an *Helix lucorum* und *Paludina vivipara,* in welchen bei Einwirkung von Kohlensäure eine anfängliche Zunahme, bei Einwirkung von Sauerstoff eine Abnahme des Pigments in den Ganglienzellen oder deren Umgebung zu beobachten war, schloß MOGLIA (28) auf eine respiratorische Funktion dieses Farbstoffes, eine Annahme, die schon wegen der Unbeständigkeit der wieder vorübergehenden Veränderungen völlig unbegründet erscheint.

Anhang: Gassekretion.

Auch bei den Mollusken begegnen wir der Erscheinung der Gassekretion. Denn zweifellos verdankt das die Luftkammern des *Nautilus*, sowie das die porösen Räume des Rückenschulps bei *Sepia* erfüllende (hydrostatischen Zwecken dienende) Gas seine Ansammlung einem Sekretionsvorgang. Ueber die Art desselben ist nichts Näheres bekannt. Als sezernierendes Organ ist nach KEFERSTEIN (22) bei *Nautilus* einerseits der ringförmige Mantelteil zu betrachten, mit welchem das Tier an der Schale der zuletzt gebildeten Kammer festgewachsen ist, andererseits der sogenannte Sipho, die röhrenförmige, gut vaskularisierte Verlängerung des Körpersackes, die

sich durch sämtliche Luftkammern unter Durchbohrung ihrer Scheidewände hindurchzieht. Ueber die Zusammensetzung des Gases liegt anscheinend nur eine alte Angabe von Vrolik (40) vor, nach welcher das in den Luftkammern eines (in Alkohol konservierten!) *Nautilus* enthaltene Gas einen höheren Prozentgehalt an Stickstoff als die atmosphärische Luft aufwies und frei von Kohlensäure war.

Literatur.

Mollusken.

1. **Bert, P.**, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870, p. 149.*
2. **Calugareanu, D.**, et **Dragoin, J.**, *Sur l'épithélium respiratoire de quelques Gastéropodes pulmonés. Compt. rend. Soc. Biol., T. 65 (1908), p. 521.*
3. **Cooke, A. H.**, *Molluscs. The Cambridge nat. History, Vol. 3 (1895), p. 20.*
4. **Cuénot, L.**, *La valeur respiratoire de l'hémocyanine. Compt. rend. Acad., T. 115 (1892), p. 127 [auch Arch. Biol., T. 12 (1892), p. 725].*
5. — *La valeur respiratoire du liquide cavitaire chez quelques invertébrés. Travaux des laboratoires. Station zool. d'Arcachon, 1900/01, p. 107.*
6. **Dhéré, Ch.**, *Le cuivre hématique des invertébrés et la capacité respiratoire de l'hémocyanine. Compt. rend. Soc Biol., T. 52 (1900), p. 458.*
7. — *Quelques nouveaux documents concernant le cuivre hématique des invertébrés et la capacité respiratoire de l'hémocyanine. Ebenda, T. 55 (1903), p. 1161.*
8. — *Sur la teneur en hémoglobine du sang de Planorbe corné. Ebenda, T. 55 (1903), p. 1162.*
9. **Dumortier, B. C.**, *Mémoire sur l'embryogénie des Mollusques Gastéropodes. Ann. Sc. nat., (2) Zool., T. 8 (1837), p. 129.*
10. **Fischer, P.**, et **Bouvier, E. L.**, *Sur le mécanisme de la respiration chez les Ampullaridés. Compt. rend. Acad., T. 111 (1890), p. 200.*
11. **Forel, F. A.**, *Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du lac Léman. Bull. Soc. Vaudoise d. Sc. nat., T. 13 (1874), p. 1.*
12. **Fredericq, L.**, *Recherches sur la physiologie du poulpe commun (Octopus vulgaris). Arch. Zool. expér., T. 7 (1878), p. 535. — Sur l'organisation et la physiologie du poulpe. Bull. Acad. Roy. Belgique, (2) T. 46 (1878), p. 4. — Sur l'hémocyanine, substance nouvelle du sang du poulpe. Compt. rend. Acad., T. 87 (1878), p. 996.*
13. — *La théorie de la diffusion suffit à expliquer les échanges gazeux de la respiration. Arch. internat. de Physiol., T. 10 (1911), p. 391.*
14. **Griffiths, A. B.**, *On the blood of de invertebrata. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 18 (1890/91), p. 288; Vol. 19 (1892), p. 116.*
15. — *Sur la composition de la pinnaglobine: une nouvelle globuline. Compt. rend. Acad., T. 114 (1892), p. 840. — Sur une globuline incolore qui possède une fonction respiratoire. Ebenda, T. 115 (1892), p. 259. — Sur une globuline respiratoire contenue dans le sang des Chitons. Ebenda, p. 474. — Sur la δ-achroglobine, globuline respiratoire contenue dans le sang de quelques Mollusques. Ebenda, T. 116 (1893), p. 1206. (Vgl. auch Griffiths, 19 auf p. 75.)*
16. **Harless, E.**, *Ueber das blaue Blut einiger wirbellosen Tiere und dessen Kupfergehalt. Müllers Archiv, 1847, p. 148.*
17. **Henze, M.**, *Zur Kenntnis des Hämocyanins. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 33 (1901), p. 370,*
18. **Herdmann, W. A.**, *On the structure and functions of the Cerata or dorsal papillae in some nudibranchiate Mollusca. Quart. Journ. microsc. Science, Vol. 31 (1890), p. 41.*
19. **Hesse, O.**, *Zum Hungerstoffwechsel der Weinbergschnecke. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1910), p. 273.*
20. **Joubin, L.**, *Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes. Arch. Zool. expér., (2) T. 3 (1885), p. 75.*
21. **Joyeux-Laffuie, J.**, *Organisation et développement de l'Oncidie (Oncidium celticum Cuv.). Arch. Zool. expér., T. 10 (1882), p. 225.*
22. **Keferstein, W.**, *Weichtiere. Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 3, Abt. 2 (1862—66), p. 1343.*
23. **Krukenberg, Fr. W.**, *Zur Kenntnis des Hämocyanins und seiner Verbreitung im Tierreiche. Ctbl. f. d. med. Wiss. (1880), p. 417. — Vergl.-physiol. Beitr. z. Kenntnis der Respirationsvorgänge etc. Vergl.-physiol. Studien, 1. Reihe, 3. Abt. (1880), p. 66.*
24. **Lacaze-Duthiers, H.**, *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. VII. Organes de la respiration. Ann. Sc. nat., (4) T. 7 (1857), p. 40.*

25. **Lang, A.,** *und* **Hescheler, K.,** *Mollusca. Langs Lehrb. d. vergl. Anat., 2. Aufl., Jena 1900.*
26. **Lankester, E. Ray,** *A contribution to the knowledge of haemoglobin. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 21 (1872/73), p. 70.*
27. **Milne-Edwards,** *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. 2 (1857).*
28. **Moglia, A. G.,** *Sul significato funzionale del pigmento nei gangli nervosi dei Molluschi Gasteropodi. Archivio zoologico, Vol. 4 (1910), p. 317.*
29. **Moquin-Tandon, A.,** *Recherches anatomico-physiologiques sur l'Ancyle fluviatile (Ancylus fluviatilis Müll.). Journal de Conchyliologie, T. 3 (1852), p. 121.*
30. **Pauly, A.,** *Ueber die Wasseratmung der Limnaeiden, München 1877.*
31. **Pelseneer, P.,** *Prosobranches aériens et Pulmonés branchifères. Arch. Biol., T. 14 (1896), p. 351.*
32. **Piéron, H.,** *De l'influence de l'oxygène dissous sur le comportement des invertébrés marins. Compt. rend. Soc. Biol., T. 64 (1908), p. 886, 955, 1020.*
33. **Plate, L. H.,** *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 11 (1898), p. 193.*
34. **Pütter, A.,** *Die Ernährung der Wassertiere, Jena 1909, p. 154.*
35. **de Quatrefages, A.,** *Résumé des observations sur les Gastéropodes Phlébentérés. Ann. Sc. nat., (3) Zool., T. 10 (1848), p. 121.*
36. **Rabuteau** et **Papillon,** *Observations sur quelques liquides de l'organisme des Poissons, des Crustacés et des Céphalopodes. Compt. rend. Acad., T. 77 (1873), p. 135.*
37. **Ramanan, V. V.,** *On the respiratory and locomotory habits of Ampullaria globosa. Journ. Malacol. London, Vol. 10 (1903), p. 107 (zit. nach Zool. Jahresber. f. 1903, Mollusca, p. 23).*
38. **v. Siebold, Th.,** *Ueber das Anpassungsvermögen der mit Lungen atmenden Süßwassermollusken. Sitz.-ber. K. bayr. Akad. Wiss., Math.-phys. Kl. 1875, p. 39.*
39. **Simroth,** *Amphineura und Scaphopoda. Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 3, Abt. 1, p. 427.*
40. **Vrolik, W.,** *On the anatomy of the pearly Nautilus. Ann. nat. Hist., Vol. 12 (1843), p. 173.*
41. **Willem, V.,** *Prosobranches aériens et Pulmoné aquatique. Bull. Acad. Roy. Belg., (3) T. 29 (1895), p. 73.*
42. — *Observations sur la respiration cutanée des Limnées et son influence sur leur croissance. Ebenda, T. 32 (1896), p. 563.*
43. **Winterstein, H.,** *Zur Kenntnis der Blutgase wirbelloser Seetiere. Biochem. Ztschr., Bd. 19 (1909), p. 384.*

VII. Crustaceen.

Wie bei den Mollusken gehört auch bei den Crustaceen die große Mehrzahl zu den Wasseratmern. Aber auch bei den Crustaceen ist die Fähigkeit, unter Luftatmung am Trockenen zu leben, weit verbreitet und zeigt auch hier alle Uebergänge bis zu einer völlig terrestrischen Lebensweise. Eine gesonderte Besprechung der beiden Atmungsformen erscheint daher auch hier angezeigt.

A. Wasseratmung.

Die Wasseratmung wird bei den Crustaceen fast überall durch Bildungen des äußeren Integuments bewerkstelligt. Die Ausbildung der respiratorischen Oberfläche aber führt auch hier durch alle Uebergangsstufen von diffuser Hautatmung, bei welcher noch überhaupt keine besonderen Einrichtungen im Dienste des Gaswechsels getroffen erscheinen, bis zu hochgradiger Lokalisierung der Atmung in Respirationsorganen von sehr vollkommener Struktur. Eine diffuse Hautatmung, die meist mit einer sehr rudimentären Beschaffenheit des Zirkulationssystems einhergeht, ist nur bei den kleinen Crustaceenformen möglich, bei denen das Integument eine überaus zarte Beschaffenheit bewahrt hat, so während früher Larvenstadien,

und im ausgewachsenen Zustande vor allem bei den Copepoden, Branchiopoden, Cirripedien, Mysideen und unter den Decapoden bei der Gattung *Leucifer.* Aber auch unter den genannten Tierformen sind bei einem großen Teil bereits Einrichtungen zu einer Erleichterung des Gasaustausches getroffen, einmal in Form von Hautduplikaturen und -anhängen, welche eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche herbeiführen, und in anderen Fällen durch die Mitbeteiligung des Darms bei der Atmung. So finden sich unter den Cirripedien bei den Lepadiden an den Füßen zylindrische oder lanzettförmige Hautanhänge, bei den Phyllopoden zeigen die zarten, an sich bereits für den Gasaustausch sehr geeigneten blattförmigen Schwimmfüße gleichfalls besondere Anhänge, desgleichen finden sich solche an dem Rücken der Cyprididen und an den Pleopoden der männlichen Individuen verschiedener *Mysis*-Arten. Eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche wird vielfach erzielt durch die mächtige vom Kopf ausgehende Hautduplikatur, die oft einen großen Teil des Tieres einhüllt und dort, wo sie nicht zu einem schützenden Chitinpanzer umgewandelt ist, reich mit Blut erfüllte Hohlräume in sich schließt, so besonders der Rückenschild bei den Mysideen und den Leptostraken, der Cephalothorax bei den Cumaceen und den zu den Amphipoden gehörigen Tanaiden (vgl. Gerstaecker, 14, Ortmann, 30). Bei Ostracoden hat Bernecker (3) an der Innenseite der Schale Regionen beschrieben, welche das gleiche „respiratorische Epithel", wie es sonst für die Kiemen charakteristisch ist, und eine reiche Blutversorgung aufweisen, und in denen daher eine gewisse Lokalisation der Atmung stattfinden dürfte.

Eine Beteiligung des Darmes an der Atmung wurde zuerst von Lereboullet (25) an Branchiopoden festgestellt. Er beobachtete bei *Daphnia* und *Limnadia* rhythmische Kontraktionen des Afters und konnte die hierdurch erzeugte Wasserströmung durch Zusatz von Karminkörnchen sichtbar machen. Bei der zu den Daphniden gehörigen *Leptodora hyalina* findet nach Weismann (38) eine Darmatmung in der ganzen Länge des Verdauungskanals statt; solange der Magen leer ist, geht durch den ganzen Darm kontinuierlich eine Wasserströmung. Auch der Oesophagus nimmt an dem Atmungsprozeß teil (s. Atmungsmechanik). Der Verdauungskanal ist hier also ununterbrochen als Atmungsorgan tätig. Auch die *Cirripedia suctoria* und viele Copepoden zeigen eine anale Atmung, die nach Hartog (18) auch bei höheren Crustaceen, wie beim Flußkrebs eine Rolle spielen soll.

Die spezifischen Atmungsorgane der Crustaceen zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie fast durchwegs als Anhänge der Extremitäten auftreten, welche letzteren durch diesen Umstand allein bereits in den Dienst der Atmungsmechanik gestellt sind.

Die Ausbildung der Kiemen zeigt, wie schon erwähnt, sehr große Verschiedenheiten, von einfachen lamellösen (Branchiopoden) oder schlauchförmigen (Amphipoden) Anhängen bis zu überaus komplizierten Gebilden von sehr ansehnlicher respiratorischer Oberfläche, wie sie in ihrer vollkommensten Ausbildung bei Stomatopoden und Decapoden zu finden sind. Mitunter sind solche Uebergänge von einfachen zu komplizierten Kiemenformen an ein und demselben Individuum zu beobachten, so bei manchen Schizopoden, bei welchen die von den Brustfüßen ausgehenden Kiemen von vorn nach hinten an Umfang und an Reichhaltigkeit der

Verzweigung zunehmen (Fig. 20). Bei den Wasser-Isopoden sind abdominale Gliedmaßen (Pleopoden) in Atmungsorgane umgewandelt, indem von den zwei Aesten, in welche sie sich teilen, entweder beide oder meist der innere eine zarte von lakunären Gefäßräumen durchzogene Lamelle bildet, deren Oberfläche in manchen Fällen durch Fältelung vergrößert ist, während der äußere stärker chitinisierte als Schutzdeckel (Operculum) fungiert (Fig. 21). Die Kiemen der Xyphosuren bestehen aus einer großen Zahl, von der dorsalen Fläche der hinteren Gliedmaßen ausgehender Hautduplikaturen, die, wie die Blätter eines Buches aneinander gelagert, aus zwei zarten, komplizierte Bluträume zwischen sich einschließenden Lamellen bestehen, die durch besondere Mechanismen auseinandergespreizt und wieder genähert werden können und überdies mit Wimperhaaren bekleidet sind. Die Kiemen der Stomatopoden erscheinen in ihrer höchsten Entwicklung (bei Squilla) als

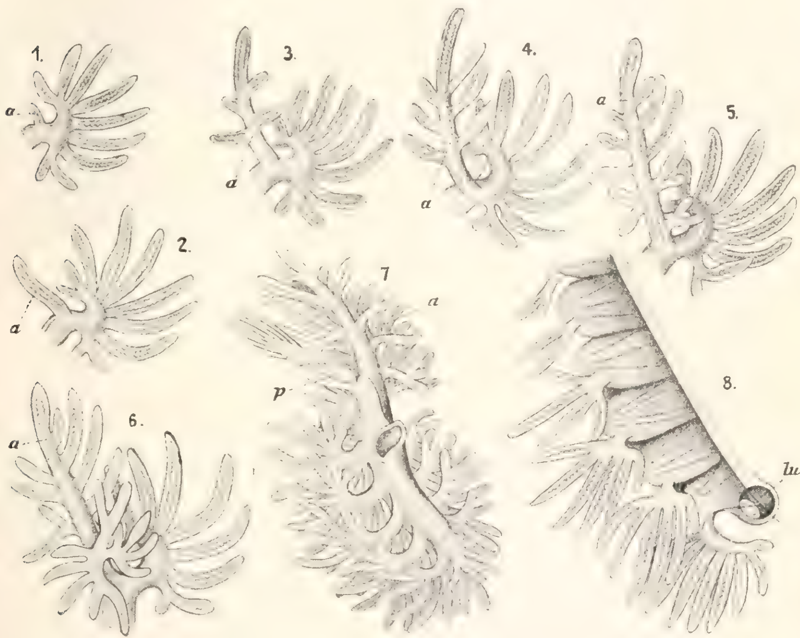


Fig. 20. *1—7* Kiemen des 1.—7. Beinpaares von *Thysanopoda tricuspidata* M.-Edw. nach Sars aus Ortmann. *a* der sich an jeder folgenden Kieme reicher entfaltende Seitenast. *p* (in *7*) Rudiment des 7. Beinpaares. *8* Kiemen der 6 vorderen Beinpaare von *Stylocheiron carinatum* Sars nach Sars aus Ortmann. *lu* (am 6. Beinpaar) ein Leuchtorgan.

gewaltige frei im Wasser flottierende Gebilde, bestehend aus einer großen Zahl von Lamellen, die aus ihren freien Rändern zahlreiche, lange, fadenförmige Stränge hervorgehen lassen (Fig. 22).

Die verschiedene Ansatzstellen aufweisenden Kiemen der Decapoden lassen sich ihrer Struktur nach in zwei Hauptformen teilen, in die Phyllobranchien, bei welchen von einem medianen der Blutzufuhr dienenden Schaft zweizeilig, wie bei der Feder eines Vogels, sehr zahlreiche, dicht aneinander liegende Lamellen hervorgehen, und in die Trichobranchien, bei welchen von dem gemeinsamen Schaft wirtelförmig oder wenigstens nach drei Richtungen mehr oder minder lange und dünne Schläuche abzweigen. Bei den ersteren ist das obere und das untere

Blatt einer jeden Lamelle durch ein maschenartiges Netzwerk verbunden, zwischen welchem das Blut zirkuliert, bei den letzteren ist durch eine zarte mittlere Scheidewand jeder Schlauch in zwei Röhren von gleichfalls cavernöser Struktur geteilt und so dem Blutstrom eine bestimmte Richtung angewiesen (vgl. Lang, 24). Die Größe der respiratorischen Oberfläche wird weniger durch die Kompliziertheit des Aufbaues als durch die Zahl und Größe der Kiemen herbeigeführt (Fig. 23).

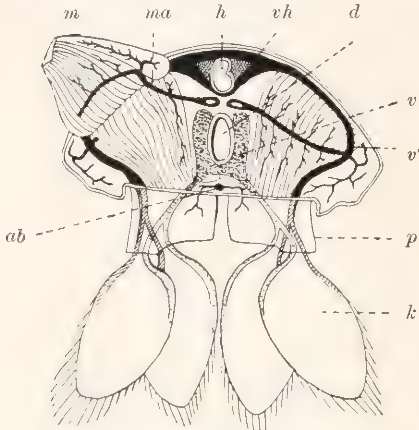


Fig. 21.

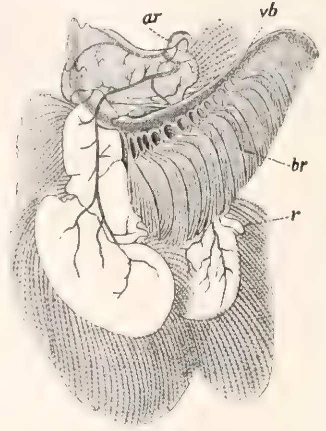


Fig. 22.

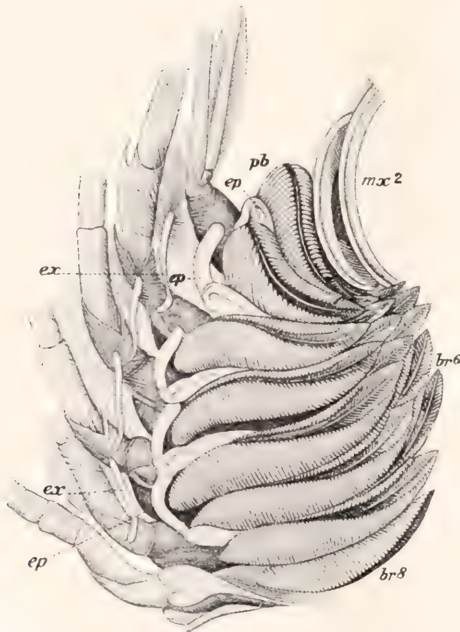


Fig. 23.

Fig. 21. Querschnitt durch das Abdomen von *Conilera cylindracca* (nach Y. Delage, aus Haller), *h* Herz, *vh* perikardialer Venensinus, *v* periintestinale Vene, *ab* Ventralarterie, *p* Basalplatte, *k* Kiemenblätter, *ma* Muskelarterie, *m* Muskel.

Fig. 22. Ein abdominales Spaltbein von *Squilla mantis*, vergr., nach Cuvier aus Ortmann. *r* Retinaculum, *br* Kiemen, *ar* Beinarterie, *vb* Vena brachialis.

Fig. 23. Kiemen von *Penaeus semisulcatus*, nach Claus aus Ortmann. *ex* Exopodit, *ep* Epipodit, *br* Kiemen, *pb* Podobranchie, *mx* zweite Maxille.

Die Ausbildung der mächtigen Panzerhülle, welche die Kiemen in eine mehr minder vollständig abgeschlossene Atemhöhle einlagert, macht bei den Decapoden die Entwicklung besonderer, zum Teil recht komplizierter Mechanismen zur Erzeugung einer Wasser-

strömung erforderlich, die an anderer Stelle des Werkes behandelt werden. Bei den Brachyuren der Tiefsee finden sich nach DOFLEIN (11) vielfach auffallend große Atemhöhlen, was nach dem Autor vielleicht mit der Sauerstoffarmut des Wassers im Zusammenhang stehen dürfte.

Eigenartige, nicht von den Extremitäten ausgehende Kiemen finden sich bei den zu den Cirripedien gehörigen Balaniden, in Form von Ausstülpungen des Mantels, die mitunter eine ungewöhnliche Ausdehnung annehmen und z. B. bei *Coronula* als zwei gewaltige Lappen erscheinen, die, mit Querfalten und zahlreichen Fältchen 3. Ordnung versehen, ein mit sehr ansehnlicher respiratorischer Oberfläche ausgestattetes Atmungsorgan darstellen, das den ganzen übrigen Körper an Umfang weit übertrifft (BURMEISTER, 7).

Ueber die absolute Größe der Kiemenfläche hat PÜTTER (31) einige Messungen mitgeteilt, die in der folgenden Tabelle zusammengestellt sind:

Tierart	Gewicht in g	Kiemenfläche in qcm	qcm Kiemenfläche pro 1 g Gewicht
Palaemon	1,0	5,0	5,25
Hyas	30,0	40,8	1,36
Dromia	23,8	123,0	5,20
Galathea	31,0	73,0	2,35
Astacus fluviatilis[1])	20,0	60,7	3,035

B. Luftatmung.

Wie viele im Wasser lebende Gastropoden, so besitzen auch viele Crustaceen die Fähigkeit, lange Zeit unbeschadet an der Luft zu leben, ohne daß ihre der Wasseratmung angepaßten Organe eine entsprechende Modifikation erkennen ließen. Unter den Cirripedien können einzelne Arten von *Balanus* und *Chthalamus* nach Angabe verschiedener Autoren wochen- und monatelang am Trockenen leben und finden sich zum Teil so hoch über der Flutgrenze, daß nur die höchsten Springfluten sie erreichen können (vgl. GERSTÄCKER, 14, p. 470 u. 547). Auch die Schwertschwänze sollen wochenlang am Lande leben können, wenn sie nicht zu starkem Sonnenbrand ausgesetzt sind, dem sie sich durch Eingraben in den Sand zu entziehen suchen (GERSTÄCKER, 14, p. 1131). Unter den Amphipoden haben die Orchestiiden den Aufenthalt im Wasser selbst aufgegeben und sind größtenteils Strandbewohner geworden, die in feuchtem Sand oder Tang leben. *Orchestia cavimana* hat eine so vollständig terrestrische Lebensweise angenommen, daß sie, ins Wasser gebracht, schleunigst ans Trockene zu gelangen sucht und, wenn man sie daran verhindert, zugrunde geht (GRAEFFE, zit. nach ORTMANN, 30, p. 425).

Auch bei den Decapoden, besonders bei den Brachyuren, ist die Fähigkeit zu mehr oder minder langem Landaufenthalt viel

1) Dieser Wert ist von BRUNOW (6) unter PÜTTERs Leitung ermittelt worden. Die Genauigkeit der Berechnung wird von dem Autor selbst als nicht ganz einwandfrei bezeichnet.

verbreitet (vgl. ORTMANN, 30 und SIMROTH, 34); auch hier sind die Bedingungen, an welche diese Fähigkeit geknüpft ist, zum Teil noch recht ungenügend erforscht. Da es sich um kiemenatmende Tiere handelt, so ist es selbstverständlich, daß Schutz gegen Eintrocknung der Kiemen eine notwendige Voraussetzung des Landlebens ist. Schon AUDOUIN und MILNE-EDWARDS (1) haben beobachtet, daß Krebse in einer feuchten Atmosphäre 2—3 Tage unbeschadet leben konnten, während sie in getrockneter Luft in 6—18 Stunden zugrunde gingen. Im ersteren Falle zeigten die Kiemen ihr normales Aussehen, während sie im zweiten Falle vertrocknet, geschrumpft und miteinander verklebt erschienen. Bei den Brachyuren bietet die hochgradige Abgeschlossenheit der Atemhöhle an sich bereits einen wirksamen Schutz gegen Austrocknung. Ueberdies sucht die Mehrzahl der auch am Trockenen lebenden Krabben zeitweise wieder das Wasser auf und erhält so die Kiemen feucht. Manche leben im feuchten Sande, in den sie sich Röhren bauen. Bei den gewohnheitsmäßig außerhalb des Wassers lebenden Formen aber sind vielfach noch besondere Einrichtungen vorhanden, die anscheinend die Aufgabe haben, den Kiemen die nötige Feuchtigkeit zu erhalten. Nach AUDOUIN und MILNE-EDWARDS (1) zeigt bei verschiedenen *Gecarcinus*-Arten und Ocypoden die die Kiemenhöhle auskleidende Membran taschen- oder blasenartige Gebilde, die mit schwammigen Zellmassen erfüllt sind, welche das Wasser zurückhalten. Bei manchen Arten sollen die an den basalen Teilen der Beine sich findenden Haarbüschel für die Feuchterhaltung der Kiemen sorgen. Eine besonders merkwürdige derartige Vorrichtung sollen die am Strande in Sandlöchern lebenden *Sesarma*- und *Cyclograpsus*-Arten aufweisen: sie besitzen an den Seiten der Mundöffnungen raspelartig geriefte und mit knieförmig gebogenen Haaren besetzte Flächen, die eine größere Menge Wasser aufnehmen können, das nach seiner Durchlüftung auf diesem Gebilde durch eine Oeffnung in die Kiemenhöhle ablaufen kann (FR. MÜLLER, 29, und ORTMANN, 30, p. 1036/7).

Wenn nun auch die Feuchterhaltung der Kiemen eine notwendige Bedingung des Landlebens darstellt, so ist mit der Erfüllung derselben doch noch keineswegs das Landleben der Kiemenatmer erklärt. Bei Besprechung der Fischatmung werden wir sehen, daß die vielverbreitete Annahme, der Tod der Fische außerhalb des Wassers beruhe auf Vertrocknung der Kiemen, einer ernsteren Kritik in keiner Weise standhalten kann. Die Ursache des Todes an der Luft ist vielmehr in der außerordentlichen Verkleinerung der respiratorischen Oberfläche zu suchen, die durch das Zusammenkleben der Kiemenlamellen sogleich eintritt, wenn die Fische aus dem Wasser herausgenommen werden. Das gleiche ist zweifellos auch die Ursache des Todes derjenigen Crustaceen, welche nach ihrer Entfernung aus dem Wasser alsbald zugrunde gehen. Das Feuchterhalten der Kiemen allein genügt also noch nicht, um das Ueberleben gewisser Crustaceen am Trockenen zu erklären, und es bleibt noch zu untersuchen, ob es sich bei ihnen um die Fähigkeit handelt, mehr oder minder lange auch bei vermindertem Umfange der Oxydationsprozesse zu leben, oder ob besondere anatomische Einrichtungen getroffen sind, welche die Verkleinerung der respiratorischen Oberfläche auf ein geringeres Maß beschränken oder in anderer Weise kompensieren.

In der Tat sind bei einer Reihe gewohnheitsgemäß am Land

lebender Crustaceen neben den Kiemen noch besondere Einrichtungen zur Luftatmung festgestellt worden. Unter den Decapoden sind sie am besten bekannt bei *Birgus latro*, einem auf den Inseln des Indischen und Stillen Ozeans lebenden Krebs, der weite Landwanderungen anstellt und Palmen erklettert. Schon 1825 hatte Geoffroy Saint-Hilaire (unveröffentlichte Versuche, mitgeteilt von Milne-Edwards, 28, p. 140) bei diesem Tier ein Atmungsorgan beschrieben, das er als „Lunge" bezeichnete. Die Berechtigung dieses von Milne-Edwards bekämpften Ausdruckes ist durch die eingehenderen Untersuchungen von Semper (33) völlig erwiesen worden. Er stellte fest, daß von den beiden durch einen schmalen Spalt miteinander kommunizierenden Abschnitten, in welche die Atemhöhle von *Birgus* zerfällt, der bei weitem größere obere stets Luft enthält und nur so viel Wasser, als hinreicht, um die Wandungen feucht zu erhalten. Die Decke dieser oberen Höhlung ist dicht besetzt mit verschieden hohen „Respirations-Bäumchen", die von einem äußerst reich entwickelten Lakunensystem durchzogen werden, welches sein Blut von Verzweigungen eines von der Kopfgegend

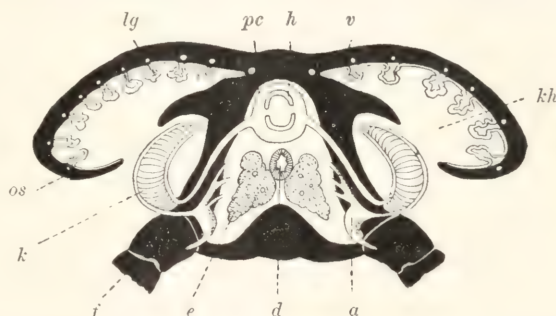


Fig. 24. Querschnitt (schematisiert) durch einen Brachyuren in der Gegend des Herzens, mit Einreihung der Verhältnisse der Lunge von *Birgus* (nach C. Semper, aus Haller). *h* Herz, *pc* venöser Pericardsinus, *k* Kieme, *os* Thoracum, *lg* Lungenbüschel, *v* Kiemenvene, *a* Kiemenarterie, *d* Darm, *l* Leber, *f* Fuß.

kommenden Gefäßes bezieht; das abführende Gefäß des die ganze Decke durchsetzenden dichten Gefäßnetzes vereinigt sich mit dem abführenden Gefäß der Kiemen, die im unteren Abschnitt der Atemhöhle enthalten sind (Fig. 24). Auch die gleichfalls landlebende *Uca* enthält nach Jobert (21) unter ihrem seitlich stark aufgetriebenen Panzer stets Luft. Er untersuchte die Atemhöhle von mehr als 200 dieser Krabben, die 2—6 Tage an einem völlig trockenen Ort aufbewahrt worden waren, und fand sie stets mit Luft gefüllt, ohne einen Tropfen Wasser. Auch nach dreitägigem Untertauchen unter Wasser war die Luft aus der Atemhöhle noch nicht verschwunden. Der Gasaustausch mit der Luft, deren Wechsel durch besondere In- und Exspirationsbewegungen erfolgen soll, würde durch eine die Atemhöhle begrenzende, reich vaskularisierte Membran vor sich gehen. Aehnliche Einrichtungen sollen nach Jobert auch bei *Gecarcinus* und anderen Arten vorhanden sein. Desgleichen besitzen nach Bouvier (5) die landlebenden *Coenobita*-Arten in der vorderen Körperhälfte ein besonderes lungenartiges Gefäßnetz am dorsalen Teil der Bauchwand.

Landasseln.

Ein rein terrestrisches Leben führt nur eine Gruppe der Isopoden, die Landasseln (Onisciden). Ueber ihre Atmung haben Duvernoy und Lereboullet (12) interessante Beobachtungen ange-

stellt, und zwar an *Oniscus murarius* („Cloporte" der Autoren) und an *Porcellio*-Arten. Sie fanden, daß diese Tiere, sowohl wenn sie ins Wasser geworfen, als auch wenn sie den direkten Strahlen der Sonne ausgesetzt wurden, nach vorangegangener Unruhe innerhalb weniger Stunden zugrunde gingen, und zwar in der Sonne rascher als im Wasser und in diesem rascher als in trockener Luft. Auch diese letztere vermag nämlich das Leben der Tiere nicht dauernd zu erhalten, sondern nur etwa 24—30 Stunden; die Luft muß vielmehr mit Feuchtigkeit gesättigt sein. In einem mit feuchtem Sand und mit Baumrinde versehenen Gefäß, also unter den ihrem normalen Aufenthaltsort entsprechenden Bedingungen, leben sie lange Zeit. Auch bei den Kellerasseln ist also die Anpassung an das Landleben so weit gediehen, daß die Wasseratmung zur Erhaltung des Lebens nicht mehr ausreicht; andererseits ist aber auch ein hoher Feuchtigkeitsgehalt für den Bestand der Luftatmung unentbehrlich. Sämtliche Landasseln besitzen, ebenso wie ihre Wasser atmenden Verwandten, Kiemen in Form von zarthäutigen Bläschen, in welche die inneren Aeste ihrer Abdominalfüße umgewandelt sind. Außerdem aber verfügt wenigstens der größte Teil von ihnen noch über besondere Luftatmungsorgane, welche in den äußeren Aesten (Opercula) der Spaltfüße, entweder in allen oder meist nur in den vordersten, untergebracht sind.

Diese beim lebenden Tier weißlich durchschimmernden und von DUVERNOY und LEREBOULLET daher als „corps blancs", „weiße Körper", bezeichneten Gebilde bestehen aus tracheenartig sich verzweigenden Lufträumen, die vom Blute umströmt werden. Ueber die feinere Struktur dieser Luftkammern konnte man lange nicht ins klare kommen. Obwohl das Vorhandensein von Luft (oder richtiger Gas) außer durch das charakteristische Aussehen auch durch das Austreten von Gasbläschen bei Druck auf die unter Wasser gebrachten Opercula direkt erwiesen wurde, so war doch nicht einmal festgestellt, ob und wo normalerweise eine Kommunikation mit der äußeren Luft besteht; LEYDIG (26), der das Vorhandensein einer solchen überhaupt in Abrede stellte und die Luftkammern als pneumatisierte Cuticula von Bluträumen auffaßte, war aus diesem Grunde geneigt, ihre respiratorische Bedeutung zu bezweifeln, ein Zweifel, der jedoch angesichts der gleich zu erörternden Experimente von DUVERNOY und LEREBOULLET völlig unberechtigt war.

Erst die vortrefflichen anatomischen Untersuchungen von STOLLER (35) haben den Bau der von ihm als „äußere Kiemen" bezeichneten Opercula klargelegt. Sie bestehen bei *Porcellio scaber* (Fig. 25, 26, 27) aus einem größeren flachen und einem kleineren ausgebauchten Teil. Der erstere weist die gewöhnliche Struktur der Kiemensäckchen auf, indem er aus zwei Chitinlamellen aufgebaut ist, welche durch eine Anzahl von Säulen miteinander verbunden werden, die den von den Lamellen eingeschlossenen Blutraum durchsetzen. In dem erheblich dickeren, besonders modifizierten äußeren Teil (dem weißen Körper) dagegen ist der Blutraum durch ein Buschwerk sich verästelnder Luftkanäle („Atmungsbäumchen") in zahlreiche Lakunen zerteilt. Der größere Luftraum, von welchem die Verzweigungen dieses Bäumchens ihren Ausgang nehmen, ist durch einen schmalen Gang mit der frei nach außen mündenden Oeffnung verbunden, welche sich zwischen zwei wallartig vorspringenden Bluträumen befindet, deren Chitindecke

— anscheinend gleichfalls im Dienste der Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche — mit netzförmig angeordneten Furchen versehen ist. Die Endverzweigungen des Tracheenbäumchens (Fig. 27) gehen bis nahe an die Chitinwand heran. Eine ähnliche Struktur zeigen auch die mit Luftkammern versehenen ersten Paare der äußeren Kiemen einer Reihe anderer Landasseln, während die übrigen Paare der äußeren Kiemen (Opercula) teils als Schutzapparate für die darunter befindlichen einfachen inneren Blutkiemen fungieren, teils vielleicht selbst eine respiratorische Funktion besitzen und überdies durch rhythmische Bewegungen den inneren Kiemen Luft zuführen würden.

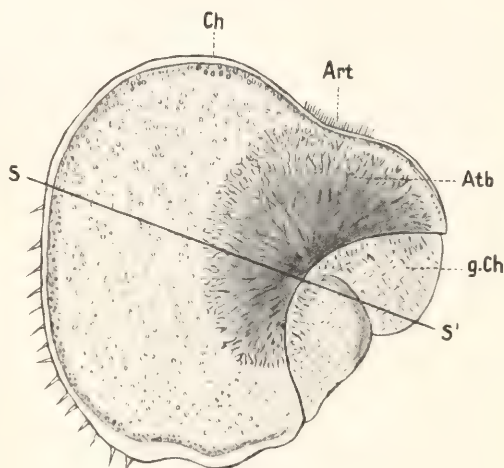


Fig. 25. Erste rechte äußere Kieme eines Männchens von *Porcellio scaber*, von der inneren oder dorsalen Seite gesehen. (Nach Stoller.) *Atb* tracheenartig sich verästelnde Luftkammer (Atmungsbäumchen); *g.Ch* gefurchter Teil der Chitinwand; *Ch* Chitinwand, an welcher die beiden Flächen der Kiemen zusammenstoßen; *Art* Gelenkverbindung der Kieme mit dem Basalglied.

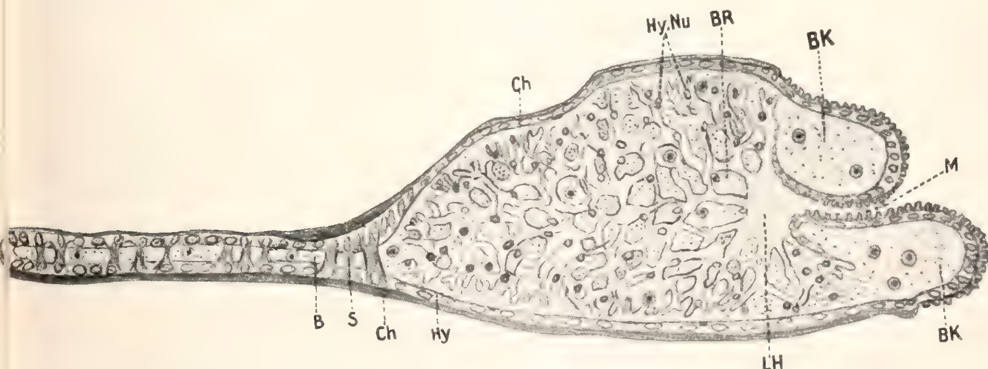


Fig. 26. Querschnitt durch die Kieme der Fig. 25, entsprechend der Linie *SS'* bei stärkerer Vergrößerung. (Stoller.) *Ch* Chitinwand; *Hy* Hypoderm; *Hy.Nu* Kerne des Hypoderms; *S* die beiden Chitinlamellen verbindende Säulen; *BR* Bluträume; *BK* Blutkammer; *B* Blutlakunen; *M* Mündung des Atmungsbäumchens; *LH* Lufthöhle.

Duvernoy und Lereboullet (12) haben als erste direkte Versuche über die respiratorische Bedeutung der Luftkammern bei *Porcellio* angestellt: Die Abtragung sämtlicher vier Luftkammern hatte in allen Fällen den Tod innerhalb relativ kurzer Zeit (im Mittel 15—20 Stunden), manchmal schon innerhalb weniger Stunden zur Folge. Die Abtragung zweier Luftkammern konnte ein Teil der Tiere überleben, die Entfernung einer einzigen wurde ohne Schaden ertragen. Die Entfernung

der hinteren drei Opercula (die, wie erwähnt, keine Luftkammern besitzen) wurde bei Erhaltung der vorderen Luftkammern gleichfalls von der Mehrzahl gut ertragen. Daß die Abtragung der weißen Körper nicht durch den Blutverlust tödlich wirkt, wurde durch besondere Kontrollversuche erwiesen, bei welchen die hintersten Beinpaare abgeschnitten wurden, womit jedenfalls ein mindestens ebenso großer Blutverlust verbunden sein mußte; es ergab sich, daß die Abtragung der 2, 4, ja selbst 5 letzten Beinpaare von fast allen unbeschadet überlebt wurde (stets bei Halten der Tiere in feuchtem Sand etc.), so daß also die Folgen der Blutverluste für das Ergebnis der anderen Versuche nicht in Betracht kommen.

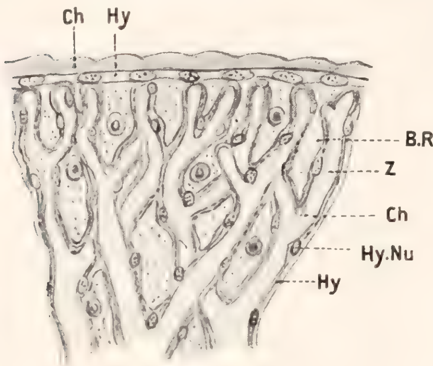


Fig. 27. Schnitt durch einen Teil des Atmungsbäumchens und der anliegenden Wand der Kieme der Fig. 25 bei starker Vergrößerung. (Stoller.) *Z* Höhlung eines Zweiges des Atmungsbäumchens; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 26.

Eine völlig abweichende Ansicht hat demgegenüber neuerdings Bepler (2, unter Leitung von G. W. Müller) geäußert. Bepler hat eine anatomische Beschreibung der Pleopoden verschiedener Oniscidenarten gegeben, die zum Teil in wesentlichen Punkten von der Stollers abweicht. So würden unter anderem die von Stoller beschriebenen baumförmigen Gebilde nicht, wie er annimmt, in einen großen Blutraum, sondern in mesodermales Gewebe sich erstrecken. Die bei jungen Tieren direkt zu beobachtende Blutzirkulation würde in den Außenästen der Pleopoden nicht lebhafter sein, als sonst in den Beinen, und den ersteren einschließlich der weißen Körper jede Bedeutung als spezifische Atmungsorgane abgehen. Die von Bepler selbst angestellten physiologischen Versuche sind aber alles andere eher als eine Stütze dieser Behauptung. — Bepler suchte zunächst die Bedeutung des Innenastes der Pleopoden als Kiemenorgan festzustellen, indem er Exemplare verschiedener Arten (*Porcellio*, *Cylisticus*, *Ligidium*, *Oniscus*, *Philoscia*) statt in Luft in einem flüssigen Medium hielt. Im Wasser gingen die Tiere mit vereinzelten Ausnahmen innerhalb eines Tages zugrunde; dagegen konnte die überwiegende Mehrzahl in physiologischer Kochsalzlösung, der etwas Dextrin zugesetzt war, tagelang unbeschädigt am Leben erhalten werden. Sonach vermögen die Tiere mit ihren Kiemensäckchen den gelösten Sauerstoff aufzunehmen, doch wirkt gewöhnliches Wasser offenbar schädlich, vielleicht durch Läsion der zarten Kiemenhaut. Der Verfasser schließt aus den Versuchen, daß die Atmung auch unter gewöhnlichen Bedingungen in analoger Weise erfolgt, indem die Kiemen den Sauerstoff aufnehmen, der in der sie stets bedeckenden Flüssigkeitsschicht gelöst ist. Die letztere würde das Produkt der an der Basis der Pleopoden ausmündenden Drüsen darstellen, wie dies schon von Weber (37, p. 606) angegeben worden war, der dieses Sekret als eine Schutzhülle der zarten Kiemen gegen Verdunstung aufgefaßt

hatte. Nach Entfernung des Innenastes einer größeren Anzahl von Pleopoden gingen alle Tiere mit Ausnahme eines *Oniscus* zugrunde.

Die Versuchsresultate von Duvernoy und Lereboullet will Bepler dadurch erklären, daß nach Abtragung der Pleopoden infolge des schlechteren Wundverschlusses eine stärkere Blutung eintrete als nach Abtragung der übrigen Beine, deren Entfernung ohne Schaden ertragen wurde. Diese Deutung erscheint um so merkwürdiger, als die von ihm selbst angestellten Versuche zu fast genau den gleichen Ergebnissen führten wie die der alten Autoren. Denn er fand, daß *Porcellio* zwar die sukzessive Entfernung von drei mit weißen Körpern versehenen Außenästen der Pleopoden ertragen kann, nach Entfernung des vierten aber regelmäßig zugrunde geht. Den, wie der Verfasser selbst zugibt, naheliegenden Schluß auf eine lebenswichtige Bedeutung dieser Organe für die Atmung sucht er durch die Beobachtung zu widerlegen, daß die Tiere auch nach Entfernung aller vier Außenäste am Leben bleiben, wenn sie statt in Luft in der oben erwähnten Lösung gehalten werden. Bei einiger Logik leuchtet wohl ein, daß dieser Versuch gerade das Gegenteil beweist; denn man könnte die Bedeutung der weißen Körper als spezifischer Luftatmungsorgane kaum besser dartun als durch die Feststellung, daß nach ihrer Entfernung die Tiere nicht mehr an der Luft, sondern nur noch in einem wässerigen Medium zu leben vermögen.

Eine besondere, gleichfalls von Stoller (35) aufgedeckte Struktur zeigen die ersten Operculapaare von *Oniscus murarius*. Auch an ihnen sind zwei Abschnitte unterscheidbar: ein größerer, ausschließlich als Blutraum fungierender und luftfreier Teil, in welchem durch eine besondere (von Stoller genau beschriebene) Anordnung der Bluträume dafür gesorgt ist, daß der Blutstrom längs der beiden Flächen der Kiemenlamellen verläuft und so möglichst ausgiebig mit der äußeren Luft in Gasaustausch tritt, und ein kleinerer, besonders modifizierter Teil, der analog gebaute Blutkammern besitzt, die jedoch an der ventralen wie an der dorsalen Seite durch je eine Luftkammer von der (hier viel zarteren) äußeren Chitinwand geschieden sind. Das Blut tritt also hier nicht direkt mit der äußeren Luft, sondern mit der in den Luftkammern enthaltenen in Gasaustausch. Die Luftkammern besitzen keine Kommunikation mit der äußeren Atmosphäre, und beim Untertauchen unter Wasser wird die Luft alsbald resorbiert und durch Flüssigkeit ersetzt. Da durch diese Luftkammern nicht wie bei den Tracheenbäumchen der *Porcellio*-Arten eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche bewirkt wird, so würden sie nach Ansicht des Verfassers lediglich den Zweck haben, durch Zwischenschaltung eines mit Feuchtigkeit gesättigten Luftraumes eine zu starke Verdunstung durch die hier sehr zarte Kiemenwand und damit eine Austrocknung der Blutkammern zu verhindern.

Bepler will auch hier zu abweichenden Resultaten gelangt sein. Die von Stoller beschriebenen Luftkammern würden nur durch Lichtreflexion vorgetäuscht sein und ihr Verschwinden unter Wasser auf Beseitigung der letzteren und nicht auf Resorption der Luft beruhen. Auch den von Stoller geschilderten komplizierten Bau des Organs (dessen respiratorische Bedeutung er übrigens zugibt) vermochte er nicht zu entdecken. Gegenüber den sorgfältigen und gründlichen Untersuchungen Stollers dürften auch diese Angaben kaum in Betracht kommen.

Angaben über die Atmungsweise der verschiedenen Landisopoden hat auch Unwin (36) gemacht. Nach Bepler würde auch der Enddarm eine Bedeutung für die Atmung besitzen, da sich an ihm rhythmische Kontraktionen und in seiner Wandung eine reichliche Blutzirkulation beobachten läßt.

C. Blutgase.

Das Blut einiger Crustaceenarten (Branchiopoden, Ostracoden, Copepoden) enthält Hämoglobin. Sonst ist bei den Crustaceen als respiratorischer Farbstoff nur das Hämocyanin bekannt, das sich bei vielen Decapoden findet, wenn auch niemals in solcher Konzentration wie im Blute der Octopoden. Dem von Jolyet und Regnard (22) bei den Crustaceen entdeckten, später als Tetronerythrin bezeichneten Blutfarbstoff, einem roten Lipochrom, wie solche auch bei den übrigen Klassen der Wirbellosen nicht selten sind, wurde von Merejkowski (27) eine respiratorische Bedeutung zugeschrieben, auf Grund verschiedener Erwägungen, die bereits an anderer Stelle (vgl. p. 49) erörtert wurden. Auf das Unbegründete dieser Auffassung hat schon Cuénot (8) hingewiesen, desgleichen Halliburton (17), der die chemische Natur dieses Farbstoffes genauer untersucht hat. Auf der gleichzeitigen Anwesenheit des in Berührung mit der Luft sich blau färbenden Hämocyanins und des Tetronerythrins in sehr wechselnden Mengenverhältnissen oder dem Fehlen eines oder beider Farbstoffe beruht die große Verschiedenheit der Färbung wie der beim Stehen an der Luft eintretenden Farbenveränderungen, welche das Blut der einzelnen Crustaceen aufweist (farblos, gelb, orange, rötlich, blau, violett etc.).

Weist schon der verschiedene Gehalt an Hämocyanin darauf hin, daß die Sauerstoffkapazität des Blutes der einzelnen Decapodenarten eine recht verschiedene sein muß, so sind die bisher hierüber vorliegenden direkten Angaben auch für das Blut ein und derselben Tierart so außerordentlich widersprechend, daß es zur Zeit kaum möglich ist, ein klares Bild von der respiratorischen Bedeutung des Hämocyanins bei den Crustaceen zu gewinnen. Die ersten Untersuchungen über den Gasgehalt von Crustaceenblut haben Jolyet und Regnard (22) angestellt (auf gasanalytischem Wege, aber ohne genauere Angabe der Methodik). Sie fanden beim Flußkrebs in dem direkt aus dem Tier entnommenen Blute in einem Versuche 10,5 Proz. CO_2, 2,5 Proz. O_2 und 1,7 Proz. N_2. Das „maximale" O_2-Bindungsvermögen (die Größe des O_2-Druckes ist jedoch nicht angegeben) ergab sich beim Krebs und bei Krabben zu 2,4—4,4 Vol.-Proz. Bald darauf will Richet (32) bei der Languste durch Titration nach Schützenberger einen O_2-Gehalt von 13,44 Proz. gefunden haben. Noch höhere Werte behauptet Griffiths (16) bei Gasanalysen des direkt den Tieren entnommenen Blutes (von *Pagurus*, *Palinurus* und *Homarus*) beobachtet zu haben, nämlich 14,29—14,99 Proz. (bei einem O_2-Gehalt von 27,14—31,11 Proz.). Demgegenüber hat Heim (19) den respiratorischen Wert des Hämocyanins überhaupt bestritten und angegeben, daß die bei Bestimmung des O_2-Gehaltes im Crustaceenblut (nach dem Schützenbergerschen Verfahren) von ihm gewonnenen Werte den O_2-Gehalt des Wassers teils gar nicht, teils nur geringfügig übertrafen. Da aber die von ihm bei verschiedenen Arten

(*Portunus*, *Maja*, *Palinurus*, *Platycarcinus*, *Homarus*, *Astacus*) gefundenen Mittelwerte des O_2-Gehaltes zwischen 3,5 und 5,6 Vol.-Proz. liegen, mithin zum Teil fast 10mal so hoch waren, als der O_2-Gehalt des Seewassers, so geht daraus hervor, daß der Autor von diesem letzteren ganz unrichtige Vorstellungen gehabt hat (wahrscheinlich durch Verwechselung des Prozentgehaltes mit dem Gehalt pro Liter)[1]. JOLYET und VIALLANES (23) fanden bei *Limulus Polyphemus* durch Auspumpen 2,7 Proz. O_2 (zit. nach CUÉNOT). Im lebenden Tier kann jedoch der O_2-Gehalt des Blutes nur sehr gering sein, denn GOTCH und LAWS (15) sowie HOWELL (20) sahen das Blut aus dem Herzen milchweiß ausfließen und erst an der Luft eine bläuliche Farbe annehmen. HOWELL schien daher der respiratorische Wert des Farbstoffes zweifelhaft. DHÉRÉ (9) fand bei seinen schon früher erwähnten Versuchen (vgl. p. 88), eine Beziehung zwischen dem O_2-Gehalt und dem Cu-Gehalt des Blutes festzustellen, durch Titration im luftgesättigten Blute des Hummers 3, und des Flußkrebses 2,4 Proz. O_2, später (10) bei *Cancer pagurus* und *Maja squinado* je 1,6 und bei *Carcinus maenas* 3,9 Proz. O_2.

Gegenüber allen diesen Angaben erscheint die größte Zurückhaltung sehr angebracht. Die Berechtigung, das SCHÜTZENBERGERsche Verfahren der Titration mit Natriumhydrosulfit. dessen sich RICHET, HEIM und DHÉRÉ bedienten, auf Flüssigkeiten von nicht näher bekannten chemischen Eigenschaften anzuwenden, erscheint fraglich, zum mindesten sind die so gewonnenen Resultate mit dem auf gasanalytischem Wege erhaltenen vielleicht nicht ohne weiteres vergleichbar. Von den letzteren aber kämen unter den angeführten Versuchen nur die von JOLYET und seinen Mitarbeitern in Betracht, da die absolute Unglaubwürdigkeit der anscheinend erfundenen Angaben von GRIFFITHS schon mehrfach betont wurde.

Mit gasanalytischer Methodik hat neuerdings WINTERSTEIN (39) einige Versuche über den Gasgehalt des Blutes von *Palinurus vulgaris* und *Maja squinado* angestellt. Das mit Luft gesättigte (zur Verhinderung der Gerinnung mit etwas Kaliumoxalat versetzte) Blut des ersteren zeigte in zwei Versuchen einen O_2-Gehalt von 1,48 und 1,43 Proz., das (nicht gerinnende) Blut der zweiten in vier Versuchen einen solchen von 0,84—1,13 Proz. Diese Werte sind viel niedriger als die aller früheren Autoren. Noch erheblich geringer ist der O_2-Gehalt des im lebenden Tier zirkulierenden Blutes: in drei Versuchen ergab das direkt aus dem Pericardialsinus von *Maja* entnommene Blut (dieses ist, da die Crustaceen keinen völlig geschlossenen Kreislauf besitzen, zwar nicht rein arteriell, aber doch infolge des hier erfolgenden Zusammenflusses aller Kiemenvenen das mit am besten arterialisierte Blut des Körpers) einen O_2-Gehalt von 0,44 bis 0,76 Proz. bei einem CO_2Gehalt von 13,68—26,57 Proz. Der respiratorische Wert des Hämocyanins scheint also hier ein sehr geringer zu sein. Die großen Schwankungen des CO_2-Gehaltes, wie sie im letzteren Falle beobachtet wurden, stehen mit dem Respirationsprozeß wahrscheinlich in keinem Zusammenhange. Schon JOLYET und REGNARD ist es aufgefallen, daß der CO_2-Gehalt des Crustaceenblutes sehr

1) Auf andere zum Beweis für die Bedeutungslosigkeit des Hämocyanins von HEIM angeführte Versuche, wie z. B. daß ein Meerschweinchen (!!) in einem abgeschlossenen Luftraum (!) länger lebt als ein Krebs, u. dgl., sei nur der Kuriosität halber hingewiesen.

große Schwankungen zeigen und zu gewissen Zeiten ungeheure Werte (bei *Carcinus maenas* bis zu 280 Proz.) erreichen kann. Nach Bohn (4) würde bei *Gonoplax rhomboides* zeitweise sogar eine CO_2-Aufnahme stattfinden, so daß der respiratorische Quotient negativ wird. Es handelt sich hier offenbar um Vorgänge, welche mit der Anhäufung von $CaCO_3$ zum Zwecke der Schalenbildung in Zusammenhang stehen.

In einem Versuche an *Maja* hat Winterstein die Veränderungen des Gasgehaltes des Blutes untersucht, die während andauernden Landaufenthaltes des Tieres (in einer feuchten Atmosphäre) eintraten. Der O_2-Gehalt des „Pericardblutes" sank von seiner ursprünglichen Höhe zur Zeit der Wasseratmung von 0,52 Proz. nach zweistündigem Aufenthalt im Trockenen auf 0,37 Proz. und betrug auch nach weiteren 6 Stunden noch 0,31 Proz.; der CO_2-Gehalt stieg während dieser Zeit von 26,57 auf 31,09, bzw. 33,15 Proz. Kurze Zeit nach Entnahme der zweiten Blutprobe war das Tier völlig gelähmt und ging auch, nachdem es wieder ins Wasser gebracht worden war und sich vorübergehend erholt hatte, zugrunde. Da der O_2-Gehalt nur in der ersten Zeit eine nicht sehr beträchtliche Abnahme zeigte und sich im folgenden fast konstant erhielt, während der CO_2-Gehalt des Blutes zunächst sehr stark und auch später noch in vermindertem Maße anstieg, so scheint aus diesem Versuche hervorzugehen, daß die Ausscheidung der Kohlensäure während des Landaufenthaltes größeren Schwierigkeiten begegnet als die Aufnahme des Sauerstoffs, eine bemerkenswerte Erscheinung, auf die wir im Zusammenhange später noch zurückkommen werden. — Brunow (6) hat bei *Astacus fluviatilis* die Größe des Gaswechsels bei Luft- und bei Wasseratmung bestimmt. Er beobachtete im ersteren Falle eine starke Herabsetzung sowohl der O_2-Aufnahme wie der CO_2-Abgabe, besonders dann, wenn die bei der Atmung ausgeschiedene Kohlensäure nicht zur Absorption gebracht wurde, sondern sich in dem abgeschlossenen Luftraum ansammelte. Die Steigerung des CO_2-Drucks scheint mithin eine Verminderung des Gaswechsels nach sich zu ziehen. Da nach dem oben mitgeteilten Versuche infolge der ungünstigen Bedingungen der CO_2-Abgabe an der Luft eine CO_2-Anhäufung im Blute stattfindet, so liegt es nahe, die starke Herabsetzung des Gaswechsels an der Luft zum Teil wenigstens auf die letztere zurückzuführen.

Bei seinen schon mehrfach erwähnten tonometrischen Bestimmungen im Blute wirbelloser Tiere fand Fredericq (13) in vier Versuchen an *Maja squinado* einen O_2-Druck von 0,8—3,5 Proz. Atmosphären und eine CO_2-Tension von weniger als 1 Proz.

Literatur.

Crustaceen.

1. ***Audouin** et **Milne-Edwards**, De la respiration aérienne des Crustacés et des modifications que l'appareil branchial présente dans les Crabes terrestres. Ann. Sc. nat., T. 15 (1828), p. 85.*
2. ***Bepler, H.**, Ueber die Atmung der Oniscoideen. Inaug.-Diss. Greifswald 1909. (Kurz mitgeteilt auch von G. W. Müller in Mitteil. Naturwiss. Ver. Neu-Vorpommern-Rügen, Jahrg. 41 (1909), p. 21.*
3. ***Bernecker, A.**, Zur Histologie der Respirationsorgane bei Crustaceen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 27 (1909), p. 583.*
4. ***Bohn, G.**, De l'absorption de l'anhydride carbonique par les Crustacés Décapodes. Compt. rend. Soc. Biol., (10) T. 5 (1898), p. 1008.*

5. **Bouvier, L.**, *Sur la respiration et quelques dispositions organiques des Paguriens terrestres du genre Cénobite. Bull. Soc. philomat. Paris, (8) T. 2 (1898/90), p. 194.*
6. **Brunow, H.**, *Der Hungerstoffwechsel des Flußkrebses (Astacus fluviatilis). Ztschr. allg. Physiol., Bd. 12 (1911), p. 215.*
7. **Burmeister, H.**, *Beiträge zur Geschichte der Rankenfüßer, Berlin 1834, p. 38.*
8. **Cuénot, L.**, *Études sur le sang es les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. Zool. expér., (2) T. 9 (1891), p. 13.*
9. **Dhéré, Ch.**, *Le cuivre hématique des invertébrés et la capacité respiratoire de l'hémocyanine. Compt. rend. Soc. Biol., T. 52 (1900), p. 458.*
10. — *Quelques nouveaux documents concernant le cuivre hématique des invertébrés et la capacité respiratoire de l'hémocyanine. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 1161.*
11. **Doflein, F.**, *Brachyura. Wiss. Ergeb. d. D. Tiefsee-Expedition, Bd. 6, p. 201.*
12. **Duvernoy** et **Lereboullet**, *Essai d'une monographie des organes de la respiration de l'ordre des Crustacés Isopodes. Ann. Sc. nat., (2) Zool., T. 15 (1841), p. 177.*
13. **Fredericq, L.**, *La théorie de la diffusion suffit à expliquer les échanges gazeux de la respiration. Arch. internat. Physiol., T. 10 (1911), p. 391.*
14. **Gerstaecker, A.**, *Crustacea. Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 5, Abt. 1, 1. Hälfte (1866—79).*
15. **Gotch, F.**, and **Laws, J. P.**, *On the blood of Limulus Polyphemus. Rep. 54. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc., 1884, p. 774.*
16. **Griffiths, A. B.**, *On the blood of the invertebrata. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 18 (1890/91), p. 288. — Vgl. auch Griffiths, 19, auf p. 75.*
17. **Halliburton, W. D.**, *On the blood of decapod crustacea. Journ. of Physiol., Vol. 6 (1885), p. 300.*
18. **Hartog, M.**, *On the anal respiration of the Copepoda. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 20 (1880), p. 244.*
19. **Heim, F.**, *Sur la matière colorante bleue du sang des Crustacés. Compt. rend. Acad., T. 114 (1892), p. 771. — Études sur le sang des Crustacés décapodes, Thèse, Paris 1892.*
20. **Howell, W. H.**, *Observations upon the chemical composition and coagulation of the blood of Limulus Polyphemus etc. John Hopkins Univ. Circulars, Vol. 5 (1885), p. 4.*
21. **Jobert**, *Recherches sur l'appareil respiratoire et le mode de respiration de certains Crustacés brachyures (Crabes terrestres). Ann. Sc. nat., (6) Zool., T. 4 (1876), Art. No. 3. — Compt. rend. Acad., T. 81 (1875), p. 1198.*
22. **Jolyet** et **Regnard**, *Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Arch. de Physiol. norm. et pathol., (2) T. 4 (1877), p. 597.*
23. — et **Viallanes**, *Contributions à l'étude du sang et de sa circulation chez les Arthropodes. Trav. des Labor. d'Arcachon, 1895, p. 13 (zit. nach Cuénot, ebenda, 1900/01, p. 107).*
24. **Lang, A.**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Jena 1888.*
25. **Lereboullet**, *Note sur une respiration anale observée chez plusieurs Crustacés. L'Institut, 1. Section, T. 16 (1848), p. 329.*
26. **Leydig, F.**, *Ueber Amphipoden und Isopoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, Suppl. (1878), p. 225.*
27. **Merejkowski, L. de**, *Sur la tétronérythrine dans le règne animal et sur son rôle physiologique. Compt. rend. Acad., T. 93 (1881), p. 1029.*
28. **Milne-Edwards**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. 2 (1857).*
29. **Müller, Fr.**, *Observations sur la respiration des Ocypodiens. Ann. Sc. nat., (4) Zool., T. 20 (1863), p. 272.*
30. **Ortmann, A. E.**, *Crustacea. Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 5, Abt. 2, 2. Hälfte (1901).*
31. **Pütter, A.**, *Die Ernährung der Wassertiere, Jena 1909, p. 153.*
32. **Richet, Ch.**, *De l'hémoglobine et de ses combinaisons avec les gaz. Progrès médical, T. 7 (1879), p. 600.*
33. **Semper, C.**, *Ueber die Lunge von Birgus latro. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, (1878), p. 282.*
34. **Simroth, K.**, *Die Entstehung der Landtiere, Leipzig 1891, p. 77 f.*
35. **Stoller, J. H.**, *On the organs of respiration of the Oniscidae. Zoologica, Bd. 10 (1899), H. 25.*
36. **Unwin, E. E.**, *The respiration of Land Isopods. Rep. 78. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc., p. 636 (zit. nach Zool. Jahresber. f. 1909, Arthr., p. 45).*
37. **Weber, M.**, *Anatomisches über Trichonisciden. Arch. mikrosk. Anat., Bd. 19 (1881), p. 579.*

38. **Weismann, A.**, *Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 24 (1874), p. 349.*
39. **Winterstein, H.**, *Zur Kenntnis der Blutgase wirbelloser Seetiere. Biochem. Ztschr. Bd. 19 (1909), p. 384.*

VIII. Tracheaten.

Die Tracheaten bieten in ihrer Atmung höchst eigenartige und merkwürdige Verhältnisse dar. Das Grundprinzip ihrer Atmungsvorrichtung liegt in der Ausbildung eines Systems gasführender Röhren, die mit ihren feinsten Verzweigungen alle Teile des Körpers durchsetzen und so den Gasaustausch der Gewebe, sei es direkt, sei es durch Vermittlung des Blutes bewirken. Während bei allen übrigen Tieren das Blut die Atmungsorgane aufsucht, würden nach einem vielzitierten Ausspruche CUVIERS hier die Atmungsorgane das Blut aufsuchen. So klar und einfach dieses Prinzip bei oberflächlicher Betrachtung erscheint, so groß sind in Wahrheit die Schwierigkeiten, die sich einem tieferen Einblick in die Erscheinungen des Gaswechsels gerade bei den Tracheaten entgegenstellen. Sicher steht fest, daß der Atmungsapparat ein äußerst vollkommener ist. Denn die Insekten — die Vögel unter den Wirbellosen — besitzen einen sehr intensiven Gaswechsel, der, auf die Gewichtseinheit bezogen, mehrfach in die Größenordnung des Gaswechsels der Säugetiere fällt. Ihre große Lebhaftigkeit und die gewaltige von vielen beim Fliegen zu leistende Arbeit müssen an ihren Atmungsapparat die höchsten Anforderungen stellen. Für seine Vollkommenheit spricht auch, so befremdlich dies zunächst klingt, die meist sehr rudimentäre Ausbildung des Kreislaufapparates; denn dieser ist überall dort wenig ausgebildet, wo eine stärkere Ausbildung überflüssig erscheint, d. i. sowohl bei den kleinen, durch diffuse Hautatmung ausreichend ventilierten Formen, wie überall dort, wo ein hochentwickeltes System von Luftkanälen allen Teilen des Körpers ohne Vermittlung des Blutes einen ausreichenden Gaswechsel garantiert. Zeigen die Atmungsorgane, wie bei einigen Gruppen der Arachniden, eine größere Lokalisation, so geht damit auch sogleich eine vollkommenere Ausbildung des Zirkulationssystems Hand in Hand.

Im ausgebildeten Zustande sind die Tracheaten fast ausnahmslos Luftatmer. Aber während des Larvenstadiums ist ein großer Teil auf Wasseratmung angewiesen, an die der Atmungsapparat so eigenartig angepaßt ist, daß eine gesonderte Betrachtung der beiden Atmungsformen auch hier am Platze erscheint.

A. Luftatmung.

Der Atmungsapparat der Insekten besteht aus Luftkanälen (Tracheen), die an der Oberfläche des Körpers mit segmental angeordneten Oeffnungen (Stigmen) ihren Ursprung nehmen und andererseits sich in immer feiner werdende Zweige auflösen, die alle Organe des Körpers durchziehen. Die Zahl der Stigmen und die damit zusammenhängende Anordnung der Haupttracheenstämme zeigt große Variationen, indem bald der größte Teil der Körpersegmente

mit je einem Stigmenpaar und Tracheenbüschel versehen ist, bald wieder eine mehr oder minder weitgehende Reduktion der Atmungsöffnungen bis schließlich auf ein einziges Paar eintreten kann, in welchem Falle dann die einzelnen Tracheenbüschel von Längsstämmen ausgehen, die von den beiden Stigmen aus den Körper durchziehen (Fig. 28). Auch sonst zeigt die Verteilung der Tracheen, ihre Ver-

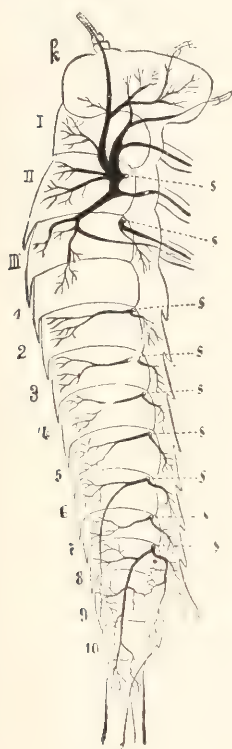


Fig. 28.

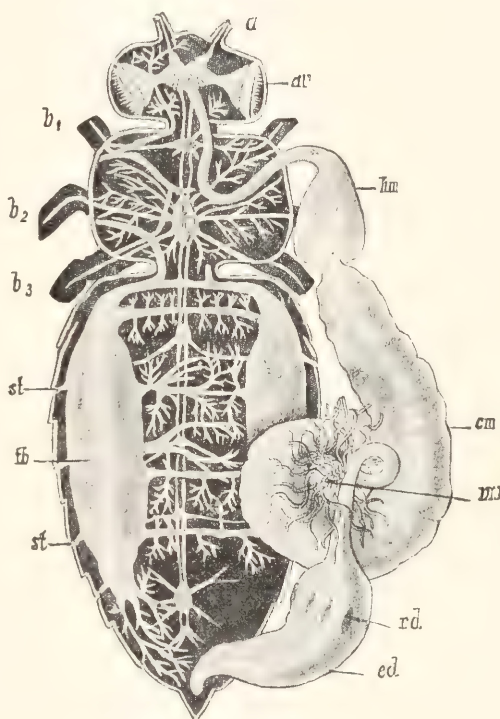


Fig. 29.

Fig. 28. Tracheensystem der rechten Seite von *Machilis maritima* (aus LANG nach OUDEMANS). *s* Stigmen und Tracheenbüschel, *k* Kopf, *I—III* Thoraxsegmente, *1—10* Abdominalsegmente.

Fig. 29. Anatomie der Honigbiene (aus LANG nach LEUCKART); *au* Facettenauge, *a* Antenne, b^1—b^3 Beine, *tb* Tracheenblasen mit ihren Hauptverästelungen, *st* Stigmen, *hm* Honigmagen, *cm* Chylusmagen, *vm* Vasa Malpighii, *rd* Rectaldrüsen, *ed* Enddarm; außerdem ist in der Zeichnung das Nervensystem zu sehen.

bindung durch Quer- und Längsstämme große Verschiedenheiten, die für uns kein besonderes Interesse besitzen. Die oft durch sehr komplizierte Mechanismen verschließbaren Stigmen (s. Atmungsmechanik) zeigen mitunter ein aus sich verästelnden Chitinborsten bestehendes Netzwerk, — eine Art Filter — das zur Reinigung der Luft dienen soll. Bei einzelnen Arten, so bei den im Magen verschiedener Säugetiere lebenden Gastridenlarven, findet sich im Stigmenapparat ein umfangreiches schwammiges Chitingewebe; es ist die Ansicht ausgesprochen worden, daß dieses poröse Gewebe die Aufgabe habe, nach Art von Holz, Kohle oder Platinschwamm eine Verdichtung der

Gase und so eine Steigerung des Atmungsprozesses herbeizuführen (SCHEIBER, 69) oder geradezu als Luftreservoir in dem zeitweise O_2-armen Medium zu wirken (ENDERLEIN, 23), eine Hypothese, die freilich wie so viele andere wertlos ist, solange sie jeder experimentellen Begründung entbehrt. Als solche Luftreservoire wurden vielfach auch die oft gewaltigen sackförmigen Erweiterungen aufgefaßt, die sich bei vielen Insekten im Verlaufe der Haupttracheenstämme finden. Sie stellen anscheinend den Luftsäcken der Vögel gleichwertige Gebilde dar. Hier wie dort besteht wahrscheinlich eine Beziehung zu dem Flugvermögen, da vielfach die besten und ausdauerndsten Flieger unter den Insekten (z. B. die Bienen, vgl. Fig. 29) auch die stärkstentwickelten Luftsäcke zeigen (vgl. MILNE-EDWARDS, 47, p. 167/8), und auch hier erscheint die Deutung dieser Gebilde als Luftspeicher wohl nur in sehr beschränktem Maße annehmbar, da die in ihnen enthaltene Luftmenge wohl nur für ganz kurze Zeit dem Atmungsbedürfnisse genügen könnte.

Bei dem Wasserskorpion (*Nepa cinerea*) finden sich, an Tracheenstämme angeschlossen, drei Paar von DOGS (17) als „Tracheenlungen" bezeichnete Gebilde, die reich von Tracheen durchzogen und besonders an ihrer Oberfläche von einem dichten Netz feiner Tracheenkapillaren umsponnen sind. Sie würden nach DOGS während des Luftaufenthalts des Insekts, also während des Fluges, durch Vermittlung des sie umspülenden Blutes für die Atmung sorgen. Ein Teil der Lungen steht mit „Tracheenbläschen", Erweiterungen der Tracheen, in Verbindung, die während des Fluges als Luftreservoire, im Wasser als hydrostatische Apparate dienen sollen.

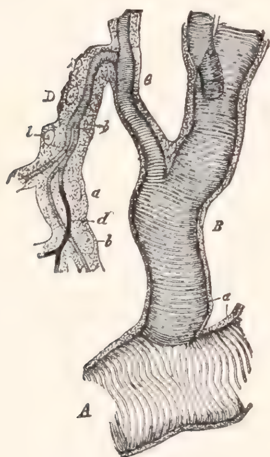


Fig. 30. Tracheenbüschel einer Raupe (nach GEGENBAUR aus HERTWIG). *A* Hauptstamm, *B, C, D* Verästelungen; *a* Epithel mit Kernen (*b*), *d* Luftinhalt der Tracheen.

Die Wandung der Tracheen ist mit einer Chitinschicht ausgekeidet, die das Klaffen der Kanäle unterstüzt, und zeigt einen in flachen Windungen aufsteigenden chitinigen Spiralfaden (Fig. 30), der erst in den feinen Ausläufern sich verliert; er erhöht die Festigkeit der Wandung, spielt aber vielleicht auch eine Rolle bei der Atmungsmechanik (s. d., vgl. SADONES, 68).

Von größtem physiologischen Interesse für das Verständnis des Gaswechsels in den Tracheen ist die Frage nach der Art der Endigung derselben; doch ist von morphologischer Seite hier noch keine völlige Klarheit geschaffen. Seit langem schon ist bekannt, daß man bei Verfolgung der feinen Tracheenzweige in manchen Organen zu eigenartigen, großen sich verästelnden Zellen gelangt, die für die Endigungen der Tracheen gehalten und daher als Tracheenendzellen bezeichnet wurden. Aber spätere Untersuchungen haben gelehrt, daß die Tracheen mit diesen Zellen nicht enden, sondern sich weiter in sie hinein fortsetzen. Die letzten Ausläufer der Tracheen bilden ein Netz von unendlicher Feinheit. Nach CAJAL (10), der das Tracheenendnetz in den Muskeln von Insekten untersucht hat, besitzen die Zweige dieses Netzwerkes (Fig. 31) höchstens 0,2 μ im Durch-

messer und sind oft nur mit den stärksten Vergrößerungen wahrnehmbar. So konnte hier, wie auch in anderen Fällen, die Frage nicht entschieden werden, ob es sich um massive Stränge oder um Kapillarröhrchen handelt. In einzelnen Fällen aber ist es gelungen (WIELOWIEJSKI, 75; HOLMGREN, 34), die kapillare Natur der in den Endzellen verlaufenden Tracheenäste unzweifelhaft darzutun (Fig. 32). Danach scheint es, daß die Organe der Insekten durchzogen sind von einem Netz feinster Luftkanälchen, denen gegenüber die Blutkapillaren der höheren Tiere noch als gewaltige Röhren erscheinen, Luftkanälchen, die merkwürdigerweise in ihren letzten

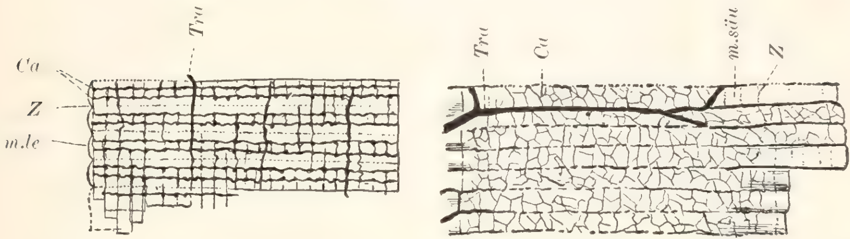


Fig. 31. Endverästelungen der Tracheen an Muskelfasern. Nach CAJAL aus SCHNEIDER). *Tra* Tracheen, *Ca* Endkapillaren, *msäu* Muskelsäulchen, *mle* Myolemm, *Z* Zwischenstreifen.

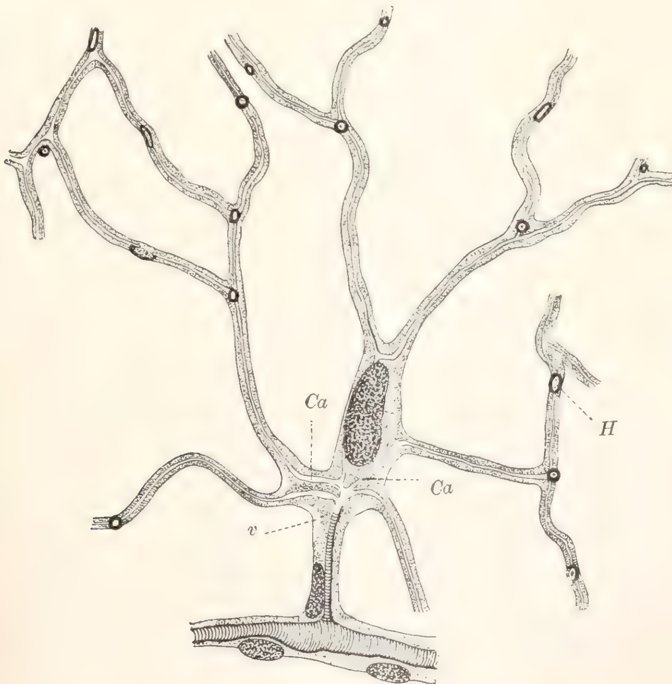


Fig. 32. *Phalera bucephala,* Tracheenendzelle an der Spinndrüse. Nach HOLMGREN aus SCHNEIDER. *Ca* Endkapillaren, *v* durch Schrumpfung (?) entstandene Lücken, *x* fragliche Körner (Kerne nach HOLMGREN).

Abschnitten intracellular, in besonderen, mit ihnen sich verästelnden Zellen verlaufen, über deren Bedeutung etwas auszusagen zurzeit nicht möglich ist. Schultze (72) hat auf Grund der Be obachtung, daß die Tracheenendzellen sich mit Ueberosmiumsäure schwarz färben, auf eine besondere Sauerstoffkapazität derselben geschlossen, und Wielowiejski (75) hat auf Grund derselben Tatsache die Tracheenendzellen sogar als den roten Blutkörperchen der Wirbeltiere entsprechende Sauerstoffspeicher betrachtet, eine Auffassung, der auch Holmgren (34) und Prenant (63, daselbst die gesamte Literatur über Tracheenendzellen) zugestimmt haben. Daß die Tracheenendzellen an den Erscheinungen des Gaswechsels einen wichtigen Anteil haben, ist gewiß sehr wahrscheinlich. Ob sie, wie Holmgren glaubt, der ausschließliche Ort des Gaswechsels sind und alle extracellular verlaufenden Tracheenteile bloß luftzuführende Kanäle darstellen, ist nicht zu entscheiden, aber wenig wahrscheinlich; an die Färbbarkeit mit einem so intensiven Oxydationsmittel wie Osmiumsäure irgendwelche Spekulationen zu knüpfen, erscheint um so weniger begründet, als innige Beziehungen zwischen den Tracheenendzellen und den mit diesem Reagens sich bekanntlich gleichfalls schwarz färbenden Fettzellen zu bestehen scheinen.

Das Tracheensystem der Myriapoden unterscheidet sich nicht wesentlich von dem der Insekten. Durch besondere Eigentümlichkeiten ist nur dasjenige von *Scutigera* ausgezeichnet, bei welcher sich ein einziges unpaares Stigma in der Mitte der ersten Rückenplatte befindet; dieses führt in eine Lufthöhle, in welche etwa 600, sich einigemal dichotomisch verzweigende Tracheen einmünden (Haase, 29). Es ist also hier eine Lokalisation der Atmung vorhanden, wie sie in etwas anderer Weise bei vielen Arachniden vorkommt.

Bei den Arachniden tritt das Tracheensystem in zwei Formen auf, einer diffusen, den Röhrentracheen, wie sie die Insekten besitzen, und einer lokalisierten, den Fächer-, Blätter- oder Lungentracheen, auch kurzweg Lungen genannt. Bei einem Teile der Arachniden findet sich bloß die erstere, bei einem anderen bloß die zweite Form, während die sogenannten dipneumonen Araneiden beide Formen gleichzeitig besitzen. Die Röhrentracheen gleichen jenen der übrigen Tracheaten. Bei den für die Arachniden charakteristischen Tracheenlungen führt das Stigma in einen gemeinsamen Luftraum, der durch zahlreiche, gleich den Blättern eines Buches von der schmalen Wand ausgehende Septen in zahlreiche lufterfüllte Fächer geteilt wird (Fig. 33 u. 34). Jedes der Septen besteht aus zwei Chitinlamellen, die einen mit Blut erfüllten Hohlraum zwischen sich einschließen, der von Querpfeilern (Fig. 34 *p*) durchsetzt wird. Nach Mac Leod (41) würden diese Querpfeiler wahrscheinlich myoider Natur sein, und ihre Funktion würde vielleicht darin bestehen, durch ihre Kontraktion und Expansion eine Verschmälerung bzw. Erweiterung der zwischen den Lamellen eingeschlossenen Bluträume und eine Vergrößerung bzw. Verkleinerung der Luftfächer herbeizuführen und so gleichzeitig für eine Ventilation der Lunge und für eine Fortbewegung des sie durchströmenden Blutes zu sorgen. Nach Berteaux (5) würden sie bloß die letztere Funktion besitzen und für die Durchlüftung der Lungen ohne Bedeutung sein. Börner (7) dagegen, der die Atmungsorgane der Pedipalpen genauer untersuchte, hat auch Muskelfasern beschrieben, welche teils von der Bauchplatte

des Genitalsegmentes, teils von der Hinterwand des gemeinsamen Luftraumes zu den Vorderenden der Lungenfächer hinziehen und als Erweiterungsmuskeln der Atmungsräume fungieren sollen (s. Atmungsmechanik). Die dorsalen Lamellen der flachen Lungensäckchen, ebenso wie die Vorderwand der gemeinsamen Luftkammer sind bei vielen Arachniden mit einer enorm großen Zahl sich verzweigender und zu einer „arkadischen“ Struktur verwachsender Härchen besetzt, die nach Berteaux das Zusammenkleben der Chitinlamellen zu verhüten hätten, während Börner sie entsprechend den von Enderlein beschriebenen „Luftreservoiren“ der Gastridenlarven (vgl. p. 108) gleichfalls als „Luftverdichtungsapparate“ auffaßt.

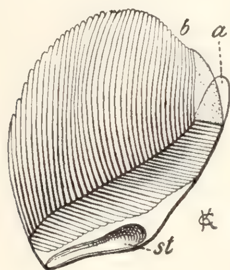


Fig. 33.

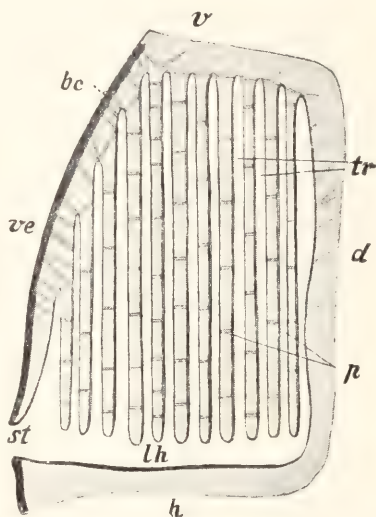


Fig. 34.

Fig. 33. Lunge von *Zilla cadophyla*. *st* Stigma, *b* Blätter der Lunge, *a* das zuletzt gebildete Blatt (nach Bertkau, aus Hertwig).

Fig. 34. Längsschnitt durch eine Fächertrachee einer Spinne (Araneide), schematisiert (nach Mac Leod, aus Lang). *v* vordere, *h* hintere, *ve* ventrale, *d* dorsale Seite der Fächertrachee, *bc* Integument der ventralen Körperwand des Abdomens, *st* Stigmenspalte, *lh* Luft- oder Tracheenhöhle, *tr* die Hohlräume der zu Lamellen abgeplatteten Tracheen, *p* Querpfeiler zwischen den Tracheen.

Manchen Arachniden (so den Linguatuliden, den Tartigraden und vielen Acarinen) fehlt ein eigener Respirationsapparat vollständig. Die diffuse Hautatmung dieser Formen soll bei manchen durch Darmatmung unterstützt werden. So soll die Krätzmilbe nach Milne-Edwards (47, p. 151) immerwährend Luft verschlucken, die man in kleinen Bläschen durch ihr Darmsystem zirkulieren sieht.

Daß die Erneuerung der Atemluft im wesentlichen durch die Stigmen erfolgt, geht daraus hervor, daß deren Verstopfung, etwa durch Oeltropfen, den Tod herbeiführt, ein schon im Altertum bekanntes Experiment. Bei der großen Mehrzahl der Tracheaten wird die Erneuerung der Atemluft durch besondere Atembewegungen bewirkt, bezüglich deren auf das Kapitel der Atmungsmechanik verwiesen sei. Hier sei bloß auf die Schwierigkeit hingewiesen, die auch dort, wo solche Atembewegungen festgestellt sind (Insekten), dem Verständnis des Mechanismus einer ausreichenden Lufterneuerung entgegenstehen. Wenn man bedenkt, daß trotz einer relativ vollkommenen Atmungsmechanik in einem Organ von leicht und ausgiebig veränderlichem Volumen, wie es die Säugetierlunge ist, die Alveolarluft sich

sowohl in ihrem Sauerstoff- wie in ihrem Kohlensäuregehalt um mehrere Prozent von dem der äußeren Luft unterscheidet, dann erscheint es kaum faßbar, wie auch durch sehr ausgiebige Atembewegungen in einem System dünner und ziemlich starrer Röhren, deren feinste Ausläufer an der Grenze des mikroskopisch Wahrnehmbaren liegen, eine genügende Erneuerung des Gasinhaltes bewirkt werden kann.

Hierzu kommt noch, daß solche Atembewegungen keineswegs bei allen Tracheaten vorhanden sind. Es ist nichts Sicheres über Atembewegungen der Myriapoden bekannt; die Annahme, daß durch die bei der Fortbewegung eintretende Verschiebung der Körpersegmente eine ausreichende Ventilation bewirkt werde, trifft für den Zustand der Ruhe nicht zu und keinesfalls für das völlig lokalisierte Atmungsorgan von *Scutigera*, für welches Haase (29) durch Bestreichen des Stigmas mit Wasser das Fehlen einer Luftströmung erwiesen hat. Ebenso hat Plateau (61) für die Arachniden in sehr sorgfältigen Untersuchungen nachgewiesen, daß selbst bei Anwendung der Projektion nicht die leiseste Spur von Atembewegungen wahrnehmbar ist. Und wenn auch, wie oben erwähnt (vgl. p. 110), Mac Leod durch die Hypothese von der muskulären Natur der intralamellären Trabekeln der Tracheenlunge auf die Möglichkeit eines inneren Atmungsmechanismus hingewiesen und Börner an den Vorderenden der Lungenlamellen inserierende Muskelfasern beschrieben hat, die eine Erweiterung der Atemräume sollen bewirken können, so muß doch erwähnt werden, daß Menge (45) schon vor langer Zeit durch Benetzen der Stigmen mit Wasser das Fehlen irgendwelcher gröberen Luftströmungen erwiesen haben will (s. Atmungsmechanik).

Auch die Beschaffenheit des äußeren respiratorischen Mediums dürfte in manchen Fällen noch erschwerend hinzukommen. Des öfteren lebt eine große Zahl lebhaft respirierender Insekten in engen Räumen zusammen (Bienenstöcke, Ameisenhaufen etc.), wo die Zusammensetzung der Luft vermutlich eine ungünstige ist. Während des Puppenstadiums, in welchem allerdings die respiratorische Tätigkeit bedeutend herabgesetzt ist, ist das Insekt noch durch eine weitere Hülle von der Außenluft getrennt. Regnard (64) hat den Gasgehalt von Cocons der Seidenraupe untersucht, die unter Quecksilber geöffnet wurden; er fand sowohl am Anfang wie am Ende des Puppenstadiums 2,1 Proz. CO_2, 19,1 Proz. O_2 und 78,8 Proz. N_2; doch ist aus dieser Angabe allein ein Schluß auf die Durchgängigkeit des Cocons nicht zu ziehen; daß dieser, wie ja zu erwarten, den Gasaustausch nicht wesentlich behindert, ergibt sich aus den Untersuchungen von Dubois und Couvreur (18), welche die CO_2- und die H_2O-Ausscheidung bei normalen und bei des Cocons beraubten Seidenraupen gleich groß fanden.

Peyrou (57) hat den Versuch gemacht, die Zusammensetzung des in dem Tracheensystem selbst enthaltenen Gases zu bestimmen. Er bediente sich einer Methode, die er zu analogen Versuchen an Pflanzen verwendet hatte (vgl. p. 33) und die darin bestand, daß er eine abgewogene Menge der Versuchstiere (Maikäfer) in einen mit ausgekochtem Wasser gefüllten und mit der Quecksilberpumpe verbundenen Rezipienten brachte und dann evakuierte. Das bei gewöhnlicher Temperatur in drei Versuchen von je 100 g Maikäfern gewonnene Gas zeigte die folgende Zusammensetzung:

No.	CO_2		O_2		N_2	
	ccm	Proz.[1])	ccm	Proz.[1])	ccm	Proz.[1])
1	10,7	22,9	2,0	4,3	34,0	72,8
2	17,3	29,4	2,5	4,3	39,0	66,3
3	17,0	20,3	4,3	5,1	62,4	74,6

Er fand die Zusammensetzung der Tracheenluft sehr veränderlich, je nach den Bedingungen, unter denen die Tiere sich vor dem Versuche befunden hatten. Der Prozentgehalt an O_2 in dem Gemisch von $O_2 + N_2$ (d. h. also nach Abzug der CO_2) betrug z. B. bei Tieren, die vorher $2\frac{1}{2}$ Stunden in der Sonne gehalten worden waren, in der sie sich lebhaft bewegt hatten: 8,8; bei Tieren, die 24 Stunden bei 12^0 gehalten worden waren: 11.5; bei Tieren, die $2\frac{1}{2}$ Stunden bei $+2^0$ gehalten worden waren und sich im Zustand völliger Betäubung befanden: 13,5; und bei Tieren, die $2\frac{1}{2}$ Stunden bei -2^0 gehalten und gleichfalls durch die Kälte völlig gelähmt waren: 15,6. Die Herabsetzung der Lebenstätigkeit würde danach den O_2-Gehalt der Tracheenluft steigern. Allein es ist mehr als zweifelhaft, ob die von Peyrou gewonnenen Daten auch nur einigermaßen den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen; denn es besteht zunächst auch der gegen die analogen Versuche an Pflanzen erhobene Einwand zu Recht, daß bei diesem Verfahren nicht bloß der Inhalt des Tracheensystems, sondern auch die in der Gewebsflüssigkeit gelösten Gase gewonnen werden, wodurch bereits ein zu hoher CO_2-Gehalt vorgetäuscht werden dürfte. Von viel größerem Einfluß aber muß noch der Umstand sein, daß die Tiere während der Evakuation in einem O_2-freien Medium zunächst weiteratmen, den in ihren Tracheen enthaltenen Sauerstoff zum Teil verbrauchen und Kohlensäure produzieren, wodurch die auffallend ungünstige Zusammensetzung der ausgepumpten Tracheenluft zur Genüge erklärt erscheint. Darum ist es auch durchaus zweifelhaft, ob die Beobachtung, daß mit der Steigerung der Lebenstätigkeit eine Herabsetzung des O_2-Gehaltes verbunden ist, den normalen Verhältnissen entspricht; denn während die an betäubten Tieren gewonnenen Resultate der Wirklichkeit noch am nächsten kommen dürften, muß während der Evakuation eine um so stärkere Verschlechterung der Tracheenluft stattgefunden haben, je lebhafter die Tiere respirierten. Unter normalen Bedingungen könnte der stärkere O_2-Verbrauch sehr wohl durch eine entsprechende Steigerung der Atmungsmechanik kompensiert werden, wie dies bei den höheren Tieren der Fall ist. Der Wert aller dieser Angaben ist also ein sehr problematischer.

Der Mangel experimenteller Grundlagen läßt eine weitere Diskussion der aufgeworfenen Fragen nicht fruchtbringend erscheinen. Das Gesagte wird hinreichen, um zu zeigen, wie weit wir selbst bei der Respiration der luftatmenden Tracheaten von einem Verständnis des Mechanismus ihres Gaswechsels in Wahrheit entfernt sind.

Luftatmung im Wasser lebender Tracheaten.

Die im ausgebildeten Zustande im Wasser lebenden Tracheaten haben fast sämtlich, die im Wasser lebenden Larven zum großen Teil

1) Von mir berechnet.

die Luftatmung beibehalten, die sich in der Weise vollzieht, daß die Tiere von Zeit zu Zeit an die Oberfläche kommen und einen größeren Luftvorrat mit sich nehmen. So heben z. B., wie seit langem bekannt, die *Dytiscus*-Arten die Spitze ihres Hinterleibes über Wasser und nehmen Luft unter den Flügeldecken mit. Beraubt man sie der Flügeldecken, so sind sie, wie R. du Bois-Reymond (6) gezeigt hat, nicht imstande, unter Wasser zu atmen, und gehen innerhalb 12 Stunden zugrunde, während sie in feucht gehaltener Luft unter den gleichen Bedingungen wochenlang zu leben vermögen.

Die überaus mannigfaltigen, oft sehr komplizierten und wundervoll sinnreich konstruierten Einrichtungen zum Schöpfen und Festhalten der Luft, die bei den verschiedenen Arten im Wasser lebender Insektenlarven und Imagines zu finden sind, sollen im Kapitel der Atmungsmechanik eingehend erörtert werden. Hier sei nur ein physikalisch sehr interessantes Prinzip besprochen, das in weiter Verbreitung bei den luftatmenden Wasserinsekten zur Luftversorgung verwertet wird, das Prinzip nämlich, Luft durch Adhäsion an Unebenheiten der Körperoberfläche, Haaren, Borsten, Schuppen, Höckern u. dgl., unter Wasser festzuhalten.

So führt, um nur einige Beispiele aufzuzählen, ein großer Teil der zeitweise unter Wasser gesetzten Strandbewohner nach Plateau (60) eine solche Luftschicht; nach Berg (3) führen brasilianische zu den Bombyciden gehörige Raupen Luft auf ihrem mit Bürsten und Warzen besetzten Rücken mit. Das gleiche ist nach W. Müller (51) bei *Hydrocampa* der Fall, wenn sie einen Teil ihres Körpers aus ihrem Gehäuse hervorstreckt (s. u.). Die Schlankjungfern (*Lestes*) legen ihre Eier unter Wasser ab und führen hierbei an ihren Leibern, Beinen und Flügeln eine dünne Luftschicht mit, die ihnen ein silberglänzendes Aussehen verleiht und jedenfalls zum Atmen dient, da sie bis zu einer halben Stunde unter Wasser bleiben (Brehms Tierleben, 3. Aufl., Bd. 9, p. 555). Aehnlich verhalten sich die Wasserwanzen (*Notonecta, Nepa* u. a.), deren Verhalten gleich besprochen werden soll, die Imago von *Donacia* (s. u.), das Männchen von *Acentropus* (Nigmann, 53) u. a. m. Einige antarktische Echinophthiriiden, im Felle von Seelöwen und Seeottern lebende Läuse, besitzen über den ganzen Leib verbreitete, überaus zarte Schuppen, deren Aufgabe nach Enderlein (24) gleichfalls darin besteht, einen Luftvorrat für die Zeit, während welcher ihr Wirt unter Wasser taucht, festzuhalten. In besonders hohem Maße ist dieses Prinzip bei der Wasserspinne (*Argyroneta aquatica*) verwirklicht, bei der der ganze Bauch und die untere Fläche des Cephalothorax unter Wasser mit einer dichten, silberglänzenden Luftschicht (daher der Name) umgeben ist. Plateau (58) hat experimentell gezeigt, das diese Luftschicht nicht, wie ältere Autoren annahmen, durch einen besonderen Fett- oder Firnisüberzug, sondern lediglich durch die Adhäsion an den die Körperoberfläche bekleideten Haaren festgehalten wird.

Im allgemeinen wird diese Luftschicht lediglich als ein Luftvorrat aufgefaßt. Es leuchtet aber ein, daß sie gleichzeitig einen auf dem Prinzip der Gasdiffusion beruhenden Atmungsapparat darstellt, da die Luft offenbar mit dem sie umgebenden und bei Bewegungen des Tieres stetig erneuerten Wasser in Gasaustausch treten muß. Daß dieser in der Tat von vitaler Bedeutung sein kann, ist neuerdings verschiedentlich nachgewiesen worden. Dogs (17) hat

beobachtet, daß die Imago von *Nepa cinerea* über 3 Stunden in gewöhnlichem Wasser zu leben vermag, wenn man sie am Luftschöpfen verhindert. Wurde aber das Wasser durch Auskochen sauerstofffrei gemacht, so zeigten die Tiere schon nach 15 Minuten Atemnot und waren nach einer halben Stunde sämtlich tot. Umgekehrt ließen sie sich in gut durchlüftetem Wasser (ohne daß sie an die Oberfläche kommen oder mit Luftblasen in Berührung treten konnten) tagelang am Leben erhalten. Hierbei ließ sich beobachten, daß die Tiere das Abdomen häufig senkten und wieder hoben und so Wasser zwischen die Rückendecke des Abdomens und die Rückenseite der Flügel treten ließen, wo sich (ebenso wie auch in dem Spalt zwischen Pro- und Mesothorax) eine den Stigmen vorgelagerte Luftschicht befindet, die offenbar den Gasaustausch vermittelt. Tatsächlich gingen nach vorheriger Anfeuchtung der erwähnten Stellen (die allerdings mit 35-proz. Alkohol erfolgte!) und Verdrängung der Luftschicht die Tiere nach wenigen Stunden zugrunde. In ähnlicher Weise sah Hagemann (30) *Corixa* in O_2-armem Wasser in $2^1/_2$ Stunden, in gut durchlüftetem Wasser erst nach 25 Stunden zugrunde gehen, so daß auch hier ein Gasaustausch im Wasser erfolgen muß, der wahrscheinlich durch die das Abdomen überziehende Luftschicht vermittelt wird. Auch *Notonecta* lebt nach Hoppe (35) bei Luftabschluß in O_2-reichem Wasser viel länger als in undurchlüftetem (bei 12° C 2—3 Stunden im ersteren Falle gegen 70 Min. im zweiten), ja bei niedriger Temperatur (6° C) vermag das Insekt wochenlang in gut durchlüftetem Wasser zu leben. Der Gasaustausch erfolgt hier jedenfalls durch Vermittlung einer unter den Flügeln befindlichen mit den Stigmen kommunizierenden Luftschicht, und zwar durch die Flügel hindurch, welche die Luft gegen das umgebende Wasser dicht abschließen. Denn Abschneiden der Flügel oder Entfernung der Luftschicht führte den baldigen Tod herbei.

Die Luftschicht der Wasserinsekten dient also zweifellos auch direkt als Atmungsorgan; wenn seine Funktion im allgemeinen nur für eine relativ kurze Zeit ausreicht, so liegt dies einmal daran, daß, besonders in unzureichend durchlüftetem Wasser, das Eindiffundieren des Sauerstoffs mit dem Verbrauch nicht gleichen Schritt halten kann, und zweitens, daß, wie in der Einleitung (vgl. p. 17) auseinandergesetzt, allmählich eine Resorption der Gasschicht erfolgen muß, die von Zeit zu Zeit eine Erneuerung nötig macht. Tatsächlich sah Hoppe bei seinen Versuchen an *Notonecta* die in der (zum Luftschöpfen dienenden) Atemrinne enthaltene Luft unter Wasser sehr bald verschwinden, während die durch die Flügel geschützte Luftschicht sich sehr lange zu erhalten vermag. Daß die Luftschicht in einzelnen Fällen auch als hydrostatischer Apparat eine lebenswichtige Bedeutung zu erlangen vermag, indem sie durch Verringerung des spezifischen Gewichtes den Tieren überhaupt das Aufsteigen und Luftschöpfen ermöglicht, wie dies Brocher (9) für *Notonecta* angibt, ist gleichfalls sehr wohl denkbar.

Von großem Interesse ist auch die Tatsache, daß manche Insekten ihre Atemluft von Wasserpflanzen beziehen. Diese Tatsache ist zuerst von v. Siebold (73) festgestellt worden, der beobachtete, daß die *Donacia*-Larven die Wurzeln von Wasserpflanzen annagen und ihre am Hinterleib befindlichen sichelartigen Anhänge in die Wunde stecken und so ihre Atmungsluft aus den Luftkanälen der Pflanze

entnehmen. [Bezüglich der Art dieser von v. SIEBOLD, SCHMIDT (70), DEWITZ (16) und neuerdings besonders von DEIBEL (13) genauer studierten Luftentnahme und der hierzu dienenden komplizierten Apparate sei auf das Kapitel Atmungsmechanik verwiesen.] Auch nach der Verpuppung bleiben die von den Larven verfertigten Gehäuse durch eine Oeffnung mit dem angebohrten Luftgang der Wurzel in Verbindung. Ebenso wie *Donacia* dürfte sich auch *Macroplea* im Larven- und Puppenstadium verhalten. Sehr interessant ist auch die von DEIBEL eingehend untersuchte Atmungsweise der Imago der letzteren Art. Während die Imago von *Donacia* in der Luft lebt und nur zeitweise, z. B. zur Eiablage, unter Mitnahme eines durch ihre Borsten festgehaltenen Luftvorrates unter Wasser taucht und in gewöhnlichem Wasser im Juni durchschnittlich nach 30 Stunden, in ausgekochtem nach 4 Stunden zugrunde geht, können die *Macroplea*-Käfer dauernd unter Wasser leben, ohne über Kiemen, Darmatmung oder dergleichen zu verfügen. DEIBEL konnte nun feststellen, daß auch sie ihre Atmungsluft von den Pflanzen beziehen, indem sie die im Licht ausgeschiedenen Sauerstoffbläschen geschickt mit ihren Antennen auffangen und mit dem dichten Filzhaarbesatz der letzteren festhalten. Bei ungenügender Assimilationstätigkeit der Pflanzen helfen sich die Käfer, indem sie durch Anbeißen von Pflanzenstielen oder -blättern Luft aus den Intercellularen gewinnen. Tatsächlich gehen die Tiere nach Abschneiden der Fühler unter Wasser sämtlich nach einigen Tagen zugrunde, während sie, in feuchter Luft gehalten, diese Operation 3—4-mal so lange überleben. Da zwischen den Antennen und den Tracheen keine Verbindung nachweisbar ist, auf der eine Zuleitung der Luft zu den letzteren erfolgen könnte, so schließt der Verfasser, daß die Antennen selbst die Organe des Gaswechsels sind, der durch die dünne Chitinwand zwischen dem an dem Haarbesatz haftenden Gas und den Bluträumen der Fühler, die eine lebhafte Blutzirkulation aufweisen, vor sich gehen würde.

Die assimilatorische Tätigkeit von Wasserpflanzen scheint auch sonst mehrfach von Tracheaten zur Sauerstoffversorgung verwertet zu werden. Verschiedene Arten bauen aus Pflanzenteilen unter Wasser ein Nest, das mit Luft erfüllt wird und in dem die Ablage und Entwicklung der Eier erfolgt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei der Erhaltung und Durchlüftung dieser submersen Gasnester die assimilatorische Tätigkeit der die Wandung bildenden Pflanzen eine wichtige Rolle spielt. So hat W. MÜLLER (51) beobachtet, daß die *Paraponyx*-Larven ihre aus Pflanzenblättern konstruierten Gehäuse sehr häufig neu aufbauen und so stets für lebende Blattstücke sorgen und sich fast ausschließlich in der Sonne ausgesetzten Gräben aufhalten; in der Nacht, wo die Sauerstoffversorgung durch die Pflanze versagt, streckt die Raupe den Körper aus ihrem Gehäuse und bewegt ihn im Wasser. Auch *Hydrocampa nymphcata,* sowie eine *Cataclysta*-Art verwenden Pflanzenteile beim Bau ihres Gehäuses. Das ursprünglich geschlossene Tracheensystem der ersteren öffnet sich in einem späteren Stadium der Entwicklung, und die Larven atmen durch die geöffneten Stigmen Luft, die sie in ihrem aus Blattstücken verfertigten Gehäuse mit sich führen. Nach Verschluß der Stigmen durch Oel gehen sie, wie schon REAUMUR (zit. nach MIALL, 46, p. 227) zeigte, in weniger als 15 Minuten zugrunde. Auch wenn sie einen Teil ihres Körpers aus dem Gehäuse hervorstrecken, bleibt er dank seiner Be-

deckung mit zahlreichen kleinen, die Luft festhaltenden Höckern mit einer Luftschicht umgeben (s. o.) und wird vom Wasser nicht benetzt. Auch hier dürfte für die O_2-Zufuhr die assimilatorische Tätigkeit der Pflanzen eine Rolle spielen. Schon früher hat W. MÜLLER (50) den merkwürdigen Gehäusebau von *Cataclysta pyropalis* beschrieben: Hier sondert die ein mit Wasser gefülltes Gespinst bewohnende Raupe vor ihrer Verpuppung vermutlich durch die Stigmen ihres Tracheensystems Gasblasen ab, die sie mit einem neuen dichten Gespinst umgibt, und diese der Puppe anliegenden über den Stigmen befindlichen Gasräume besorgen nach dem Verfasser den Gasaustausch. Es wäre aber nicht verständlich, wie ein von einer für Gase durchgängigen Wandung umgebener Gasraum sich dauernd unter Wasser erhalten könnte, wenn nicht durch besondere Vorrichtungen für eine Nachfüllung gesorgt würde (vgl. die Ausführungen p. 17); vermutlich bewirken hier die das Gehäuse besetzten Algen durch ihre assimilatorische Tätigkeit die O_2-Zufuhr. Aehnlich dürfte es sich wohl auch mit dem Luftnest verhalten, in welchem die Puppe von *Acentropus niveus* sich entwickelt (vgl. HAUPT, 32 u. NIGMANN, 53). Bei dem gleichfalls mit Luft erfüllten Nest der Wasserspinne sorgt diese selbst für eine Erneuerung der Luft, indem sie von der Oberfläche von Zeit zu Zeit solche holt (PLATEAU, 58).

Gegenüber allen diesen zum Teil so wundersamen Mechanismen im Dienste der Luftzufuhr darf auch die seit langem schon bekannte Tatsache nicht übergangen werden, daß die meisten Tracheaten auch ohne alle besonderen Einrichtungen die Submersion unter Wasser auffallend lange zu überdauern vermögen. Nach PLATEAU (60), der die Literatur über diesen Gegenstand gesammelt hat, ist für nicht weniger als 46 Gattungen und ungefähr 80 Arten normalerweise das Land bewohnender Tracheaten festgestellt, daß sie infolge ihres natürlichen Aufenthaltes (am Strande, am Rande von Bächen und Tümpeln, auf Wasserpflanzen u. dgl.) zeitweise freiwillig oder unfreiwillig unter Wasser geraten. Aber auch den rein terrestrischen, normalerweise niemals unter Wasser gelangenden Tracheaten kommt die gleiche Fähigkeit zu. Von den älteren, bei PLATEAU zitierten Angaben sei nur erwähnt, daß LYONET Raupen von *Cossus ligniperda* 18 Tage unter Wasser hielt, ohne daß sie getötet wurden. PLATEAU selbst sah den Myriapoden *Geophilus longicornis* einen 6—15-tägigen Aufenthalt unter Wasser überdauern. Bereits in einer früheren Arbeit hat PLATEAU (59) das Verhalten der Landinsekten bei Submersion untersucht. Er fand, daß die Tiere kurze Zeit nach dem Einbringen ins Wasser in einen Zustand von Betäubung verfallen; in diesem scheintoten Zustand können sie lange Zeit, manche Coleopteren 3—4 Tage verharren, ohne daß sie die Fähigkeit einbüßen, an der Luft zu ihrem normalen Verhalten zurückzukehren. Interessanter Weise sind die im Wasser lebenden, aber Luft atmenden Insekten weniger widerstandsfähig gegen die Submersion als die terrestrischen, was sehr wahrscheinlich davon herrührt, daß sie unter Wasser lebhafte Bewegungen ausführen und so ihren Kräftevorrat erschöpfen, während die anderen, wie erwähnt, in einen Zustand von Torpor verfallen, in welchem ihr Atmungsbedürfnis jedenfalls stark herabgesetzt ist (PLATEAU).

DEVAUX (14), der analoge Versuche an Ameisen ausführte, die nach ihm einen 2—5-tägigen Aufenthalt unter Wasser zu überdauern

vermögen, hat die Frage aufgeworfen, ob dieses Ueberleben auf „intramolekularer Atmung“ (d. h. Anoxybiose) oder aber auf dem Bestehen einer Hautatmung unter Wasser beruht. Das Vorhandensein einer solchen ist für die Myriapoden besonders von Rossi (65) mit Nachdruck behauptet worden, vor allem auf Grund der Beobachtung, daß das Hautskelett in seiner ganzen Dicke von zahllosen feinsten Kanälchen durchsetzt wird, welche in das darunter befindliche lakunenreiche Gewebe führen, eine rein morphologische Spekulation. Nach Causard (12) würden die Polydesmiden (*Brachydesmus*) aus dem Grunde im Wasser lange überleben, weil sie imstande wären, den in eine zartwandige Tasche umgewandelten Endteil ihres Darmes als „Kieme“ zu benützen (wie wir dies in ähnlicher Weise für die Rectalschläuche mancher Insekten kennen lernen werden). Diese Tasche würde beim Aufenthalt unter Wasser (allerdings auch bei der Defäkation), in Form zweier Bläschen ausgestülpt, deren Wandung durch eine lebhafte Blutströmung ausgezeichnet sei. Die Polydesmiden verfallen im Gegensatz zu den von Plateau beobachteten Geophiliden unter Wasser nicht in einen Zustand von Betäubung. Rossi bestreitet die respiratorische Funktion dieser Darmtaschen, da er beobachtete, daß in ausgekochtem Wasser oder in O_2-freier Atmosphäre gehaltene Exemplare von *Julus* (auch dieser würde nach Causard die gleiche Einrichtung besitzen) ebensolange leben wie in lufthaltigem Wasser untergetauchte, durch welche Beobachtung aber natürlich die Rossische Hypothese der Hautatmung in gleicher Weise widerlegt würde. Deibel (13) gibt an, daß *Donacia*-Larven, die, wie erwähnt (vgl. p. 116) ihre Atmungsluft normalerweise aus den Pflanzen beziehen, in ausgekochtem Wasser gehalten, erst vom 12. Tage an bewegungslos blieben, und daß erst am 17. Tage von den 5 Versuchstieren 2 zugrunde gegangen waren. Würde es sich hier, was wohl kaum anzunehmen ist, wirklich um O_2-freies Wasser gehandelt haben, so würde dies eine erstaunliche Befähigung zu anoxybiotischem Leben bezeugen. Aber es fehlt an quantitativen Untersuchungen, die allein Aufschluß über diese Verhältnisse geben könnten. Jedenfalls ist auch die Möglichkeit des Bestehens einer Hautatmung in den vorhin erwähnten Fällen keineswegs von der Hand zu weisen. Nach Nigmann (53) gehen die Weibchen von *Acentropus niveus* in O_2-freiem Wasser innerhalb weniger Minuten zugrunde, während sie in O_2-reichem Wasser dauernd gut zu leben vermögen, auch wenn man sie am Emporsteigen verhindert. Sie würden weder eine Darmatmung, noch irgendwelche zur Atmung dienende Einrichtungen, wie Kiemenschläuche oder dergleichen besitzen, so daß die Atmung nach dem Verfasser anscheinend nur durch die zwischen den Chitinringen befindlichen weichen Hautstellen erfolgen könnte. Bouvier (8) hat die an der Innenseite der Beine amerikanischer Peripatiden sich findenden häutigen Grübchen, die mitunter zu relativ umfangreichen Bläschen vorstülpbar sind, in Anbetracht des primitiven Tracheensystems als Organe der Hautatmung gedeutet. Die Möglichkeit der Beteiligung einer solchen an dem Gasaustausch auch der in der Luft lebenden Tracheaten verdiente vielleicht mehr Berücksichtigung als sie bisher gefunden hat. Daß auch dicke Chitinhäute für Gase durchgängig sein können, hat Dewitz (15) allerdings leider nicht an frischem, sondern nur an in Alkohol konserviertem Material nachgewiesen: Er band ein Hautstück der Raupe von *Smerinthus ocellata* über das offene Ende eines andererseits zu-

geschmolzenen Glasrohres und tauchte dieses sodann in einen mit Kohlensäure gefüllten Zylinder. Nach einigen Stunden wölbte sich die Chitinhaut infolge des Eindiffundierens der Kohlensäure stark nach außen. Wurde umgekehrt die Röhre mit Kohlensäure gefüllt, so trat durch Herausdiffundieren der letzteren an der Luft eine Einziehung der Chitinhaut ein.

B. Wasseratmung.

Wie die Luftatmung, so bietet auch die Wasseratmung der Insekten eine Reihe interessanter, aber noch völlig ungelöster Probleme. In einem Teil der Fälle erfolgt die Wasseratmung durch die gleichen Mittel wie in allen übrigen Tierklassen, nämlich durch diffuse Hautatmung oder durch Kiemen. Bei der Mehrzahl aber ist durch Anpassung des Luftatmungsapparates an das Wasserleben eine neue, höchst eigenartige Respirationsvorrichtung entstanden: die Tracheenkiemen. Die Tracheenkiemen sind zarte, sehr verschiedenartig (schlauch-, blatt-, büschelförmig etc.) gestaltete Hautanhänge, in welche sich sehr reichliche Fortsätze des hier wohlausgebildeten (aber nach außen hin völlig abgeschlossenen und mit Gas erfüllten) Tracheensystems erstrecken (Fig. 35 u. 36). Sie können an verschiedenen Körperteilen auftreten, meist an der Oberfläche des

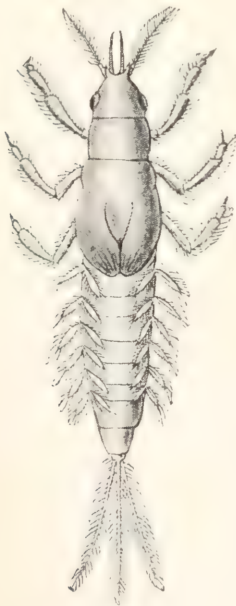


Fig. 35.

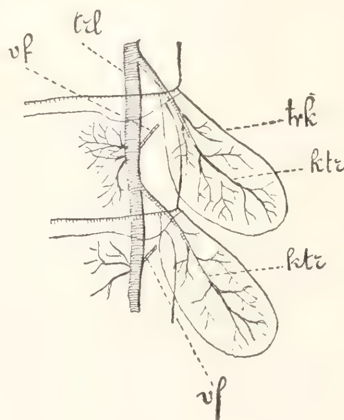


Fig. 36.

Fig. 35. Ephemeridenlarve mit je zwei Tracheenkiemen jederseits an den Abdominalsegmenten und mit 3 Schwanzfäden (*Cerci*) (nach R. Leuckart, aus Lang).

Fig. 36. Rechte Hälfte der mittleren Abdominalsegmente von der Larve von *Bactis (Cloë) binoculatus* mit Tracheenkiemen (nach Palmén, aus Lang). *trl* Tracheenlängsstamm, *vf* strangförmige Anheftungsfäden der Längsstämme an die Haut (Stigmenstränge), *ktr* Kiementracheen, *trk* Tracheenkiemen.

Körpers, mitunter aber auch versteckt im Innern des Mastdarmes (Odonaten s. u.). — Das Tracheensystem gliedert sich also hier funktionell in zwei Teile, ein Organ der äußeren Atmung, die Tracheenkiemen, welche den Gasaustausch zwischen dem Tracheeninhalt und dem Wasser besorgen, und ein Organ der inneren Atmung, die in den Geweben sich verzweigenden Tracheen, welche den Gasaustausch zwischen den Geweben und dem Tracheeninhalt besorgen.

Der Mechanismus des Gaswechsels in den Tracheenkiemen erscheint auf den ersten Blick sehr leicht verständlich; denn anscheinend liegen, wie dies schon Milne-Edwards (47, p. 185) geäußert hat, die Verhältnisse analog denen des Lungengaswechsels, nur daß hier nicht ein mit Flüssigkeit erfülltes Röhrensystem mit einem Gasvolumen, sondern umgekehrt ein mit Gas erfülltes Röhrensystem mit einem Flüssigkeitsvolumen in Gasaustausch tritt. Eine nähere Betrachtung aber lehrt, daß die Verhältnisse keineswegs so einfach sind, und daß, wie dies schon P. Bert (4) angedeutet hat, hier vielleicht ähnliche Prozesse eine Rolle spielen, wie in der Schwimmblase der Fische.

Eine rein physikalische Erklärung des Gasaustausches in den Tracheenkiemen durch einfache Diffusion und Osmose hat schon Dutrochet (20) im Jahre 1837 versucht. Er dachte sich den Vorgang folgendermaßen: Geht man von einem Zustand der Füllung der Tracheen mit atmosphärischer Luft aus, so wird der in ihnen enthaltene Sauerstoff bei der Atmung absorbiert; von dem zurückbleibenden reinen Stickstoff diffundiert ein Teil in das Wasser, aus welchem statt dessen Sauerstoff aufgenommen wird. Hierbei würde aber offenbar der N_2-Gehalt der Tracheen sich immer mehr vermindern und schließlich ein völliges Verschwinden des Gasinhaltes eintreten, wenn nicht die bei der Atmung gebildete Kohlensäure gegen die im Wasser gelöste Luft ausgetauscht würde, wodurch 4mal soviel Stickstoff als Sauerstoff in das Tracheensystem zurückkehre.

Die zunächst zu beantwortende Frage ist die, auf welche Weise das die Tracheen erfüllende Gas überhaupt hineingelangt. In einem früheren Entwicklungsstadium der Larven ist nämlich das Tracheensystem vollständig luftleer, und erst später tritt in dem (nach außen völlig abgeschlossenen) System eine Gasfüllung auf. Die Ansammlung einer Gasmenge unter Wasser aber ist, wie schon Miall (46, p. 36) richtig bemerkt hat, und wie wir in der Einleitung näher dargelegt haben (vgl. p. 17 f.), durch einfache physikalische Gesetze der Diffusion und Osmose nicht erklärbar; denn eine jede unter Wasser befindliche Gasansammlung steht unter höherem Druck (nämlich Wasserdruck + Atmosphärendruck) als die (bloß unter Atmosphärendruck stehenden) im Wasser gelösten Gase, und es müßte daher mindestens eines von ihnen entgegen dem tatsächlichen Druckgefälle wandern. Nur durch eine Saugwirkung, die ein Einströmen von Gasen in ein Vakuum erzeugte, könnte eine Gasansammlung rein physikalisch erklärt werden. Miall (46, p. 118) stellt es für die Entstehung der Gasblasen der *Corethra*-Larven als denkbar hin, daß durch eine irgendwie erzeugte Verminderung des Druckes ein Ansaugen der Blutgase erfolgen könne (nach Art der Wirkung des Saugrüssels), lehnt aber selbst eine weitere Diskussion ab, so lange eine anatomische Grundlage für einen derartigen Mechanismus fehlt (vgl. auch unten die Versuche von Krogh).

Die (anscheinend sehr spärlichen) Beobachtungen über die Art und Weise, in welcher die Füllung des geschlossenen Tracheen-

systems mit Gas erfolgt, vermögen eine wesentliche Aufklärung nicht zu geben. Einige eingehendere Untersuchungen hierüber verdanken wir MEINERT (43). Aus seinen an Mückenlarven angestellten Beobachtungen ergibt sich, daß ganz allgemein der Tracheenapparat zuerst völlig geschlossen und mit „Serum" erfüllt ist und sich erst später in zentrifugaler Richtung mit „Luft" füllt. Auch die Luftsäcke der *Chorethra*-Larven sind zuerst mit Flüssigkeit erfüllt und füllen sich dann plötzlich mit außerordentlicher Schnelligkeit (der Vorgang selbst konnte nicht beobachtet werden) mit Gas. Unabhängig davon erfolgt später die Gasfüllung in einzelnen Teilen des Tracheensystems. Von großem Interesse ist auch die Feststellung MEINERTS, daß das abgesonderte Gas auch wieder resorbiert werden kann. So werden bei den Mochlonyxlarven bei jeder Häutung die alten Tracheen immer schmächtiger und die in ihnen enthaltene Luft verschwindet, und zwar entweicht sie niemals nach außen, sondern löst sich im Blut auf, und von diesem aus erfolgt auch wieder die Füllung der neuen Tracheen und Luftsäcke, die gleichfalls stets zuerst mit Serum gefüllt sind. (Einige zum Teil ähnliche Angaben s. bei CALVERT [11] und SCHNEIDER [71].) Nach diesen Beobachtungen kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß die Füllung der Tracheen mit Gas durch besondere Zellkräfte bewirkt wird.

Nimmt man einmal die Füllung des Tracheensystems als gegeben an, so ergibt sich die weitere Frage, ob nunmehr der Fortgang des Gasaustausches durch einfache physikalische Gesetze erklärbar ist. Nach den in der Einleitung (p. 18) gegebenen Ausführungen ist dies nur dann möglich, wenn man die Tracheen als starre Röhren auffaßt, deren Wandungen dem Wasserdruck das Gleichgewicht halten, so daß das in ihnen enthaltene Gas dem letzteren entzogen ist und mit den im Wasser gelösten Gasen in freien Diffusionsverkehr treten kann, wie wir dies für das intercellulare Hohlraumsystem der submersen Pflanzen angenommen haben (vgl. p. 33).

Den ersten sehr bemerkenswerten Versuch, über die Art dieses Gasaustausches Aufschluß zu gewinnen, verdanken wir KROGH (37), der mit sinnreicher mikrogasanalytischer Methodik Untersuchungen an den „Schwimmblasen" der *Corethra*-Larven angestellt hat. Die Larven von *Corethra plumicornis* besitzen vorn und hinten je zwei miteinander nicht in Verbindung stehende kleine Luftsäcke, die wahrscheinlich hydrostatische Organe nach Art der Schwimmblase der Fische darstellen. Wie bei diesen erzeugt eine künstliche Aenderung des Außendrucks eine Aenderung des spezifischen Gewichts der Tiere, die infolgedessen entweder zur Oberfläche aufsteigen oder zu Boden sinken müssen. Und wie bei den Fischen stellt sich nach einer gewissen Zeit (mehreren Stunden) das künstlich gestörte Gleichgewicht wieder her, und er fragt sich, auf welche Weise dies hier bewirkt wird? — Die Analyse des aus den Larven ausgepreßten Gases ergab, daß seine Zusammensetzung mit der der Luft annähernd übereinstimmt: ganz geringer CO_2-Gehalt, O_2-Gehalt von ca. 16 Proz. Da der O_2-Druck des Blutes jedenfalls etwas geringer ist als der des umgebenden Wassers, so steht diese Zusammensetzung vollständig im Einklang mit der Annahme eines freien Diffusionsaustausches. Noch überzeugender ergibt sich das Vorhandensein eines solchen aus der Beobachtung, daß eine künstlich erzeugte Aenderung des Gasgehaltes des Wassers eine den Gesetzen der Diffusion völlig entsprechende

Aenderung des Gasgehaltes der Schwimmblase zur Folge hat. Die künstliche Aenderung des Außendruckes dagegen ergibt auch nach Wiederherstellung des Gleichgewichtes keine Aenderung des prozentischen Gasgehaltes der Bläschen.

Wenn man also nicht die unwahrscheinliche Annahme einer gleichzeitigen Sekretion von Sauerstoff und Stickstoff in dem dem Prozentgehalt des Wassers an diesen Gasen entsprechenden Verhältnis machen will, so kann der Mechanismus der Regulierung des Gleichgewichts nach künstlicher Störung desselben nicht wie bei den Fischschwimmblasen (s. dort) in einer Gassekretion gesucht werden. Daß trotz der Möglichkeit eines freien Diffusionsverkehrs des Blaseninneren mit dem äußeren Medium keine Gasresorption bei Steigerung des Außendruckes stattfindet (sofern dieser eine gewisse Höhe nicht übersteigt, s. unten), erklärt sich nach Krogh daraus, daß, wie Messungen des Volumens der Schwimmblase ergeben, diese wegen der offenbar sehr beträchtlichen Widerstandsfähigkeit der starren Chitinwand nur sehr wenig zusammengepreßt wird, so daß bei einer Steigerung des Außendruckes um eine Atmosphäre der Druck im Innern nur um ein bis zwei Zehntel Atmosphären zunimmt. Wurde aber die Druckdifferenz zwischen den in der Blase enthaltenen und den im Wasser gelösten Gasen zu sehr gesteigert, entweder durch eine noch stärkere Erhöhung des Wasserdruckes, oder indem die Larven in entgastes Wasser gesetzt wurden, welches keinen Stickstoff und den Sauerstoff nur mit dem zum Leben der Tiere hinreichenden Druck von $^1/_{10}$ Atmosphäre enthielt, so konnte mitunter eine Füllung der Bläschen mit Flüssigkeit beobachtet werden. Auf Grund dieser Beobachtungen stellt Krogh die Hypothese auf, daß die Schwimmblasen der *Corethra*-Larven nach Art der Ballasttanks der Unterseeboote funktionieren, indem bei Zunahme des spezifischen Gewichtes (Druckerhöhung) zur Regulierung etwas von der im Innern vermutlich vorhandenen Flüssigkeit ausgepumpt[1]), und, wenn die Tiere zu leicht werden, etwas mehr eingepumpt wird.

Für die von uns erörterte Frage lehren die interessanten Versuche Kroghs, daß die Chitinwände so zarter Gebilde, wie es die Schwimmblasen der *Corethra*-Larven sind, in der Tat eine genügende Starrheit besitzen, um innerhalb beträchtlicher Grenzen den Wasserdruck zu tragen und so den freien Gasaustausch des Inneren mit der Umgebung zu ermöglichen. Es besteht mithin kein Hindernis, das gleiche auch für die Tracheenstämme anzunehmen. Ob eine solche Annahme aber auch für größere Tiefen, d. h. also höheren Außendruck, und für die feinen Tracheenkapillaren zulässig ist, erscheint fraglich. Bezüglich des ersteren Moments ist eine Beobachtung von Schneider (71) von Interesse, daß die in der Tiefe der Seen lebenden Chironomiden ihr Tracheensystem erst viel später als die oberflächlichen Formen, und zwar erst beim Aufsteigen zur Oberfläche anlegen, eine Beobachtung, die der Verfasser vielleicht mit Recht, wenn auch in anderer Weise, mit den Druckverhältnissen in Beziehung bringt. — Vermag die Wandung der Tracheen den auf ihnen lastenden Wasserdruck nicht zu tragen, dann müßte, wenn es sich lediglich um Diffusions-

1) Durch Resorption der einen starrwandigen Raum erfüllenden Flüssigkeit erscheint in der Tat die Möglichkeit der Entfaltung einer Saugwirkung gegeben, wie sie von Miall als denkbar bezeichnet wurde (vgl. p. 120).

prozesse handelte, alsbald eine Resorption des Gasinhaltes erfolgen, wie sie bei entsprechender Drucksteigerung tatsächlich von KROGH an den Schwimmblasen der *Corethra*-Larven und von STOLLER (vgl. p. 101) an den Luftkammern von *Oniscus* beobachtet wurde. Die Erhaltung der Gasfüllung und der Gasaustausch kann unter solchen Bedingungen dann nur das Werk von Zellkräften, also Sekretionsvorgängen im weitesten Sinne des Wortes, sein[1]).

Unter den mit Tracheenkiemen versehenen Insektenlarven haben die **Odonaten** wegen ihrer eigenartigen Atmungsweise schon seit SWAMMERDAM (1680) die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt (Literatur s. bei OUSTALET, 54 und SADONES, 68). Der Atmungsapparat (Fig. 37—40) ist hier in einer ampullenförmigen Erweiterung

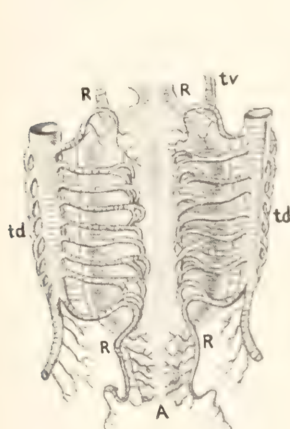


Fig. 37.

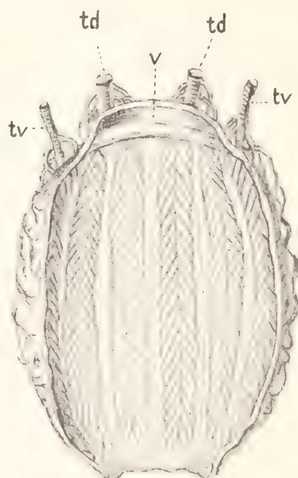


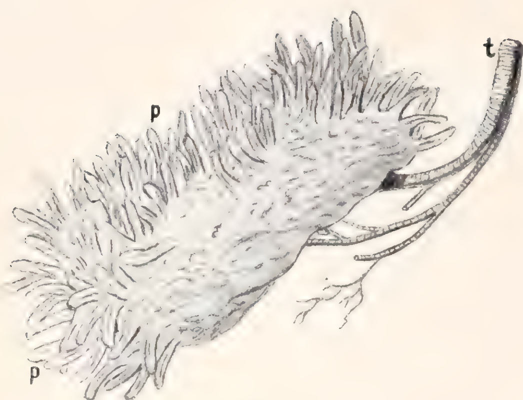
Fig. 38.

Fig. 37. Enddarm einer Larve von *Aeschna maculatissima* (nach OUSTALET). *A* Anus, *R* Rectum, *td* dorsale, *tv* ventrale Tracheenstämme.

Fig. 38. Enddarm der Larve von Fig. 37, eröffnet und vergrößert, mit den 6 Kiemenbändern (OUSTALET). *td, tv* wie Fig. 37, *v* Valvula.

des Rectums untergebracht und wird durch kraftvolle, rhythmisch-pumpende Bewegungen des Afters (die auch zur Fortbewegung dienen können) stets mit frischem Wasser versorgt. Er besteht aus einer großen Zahl zu Büscheln vereinigter Papillen, die von bogenförmigen feinen Tracheenschlingen durchzogen werden und eine sehr stattliche respiratorische Oberfläche darstellen; denn nach OUSTALET (54) beträgt die Zahl dieser Papillen bei *Aeschna maculatissima* nicht weniger als 24000. GILSON und SADONES (27, 68) haben großes Gewicht auf die Beobachtung gelegt, daß die die Papillen durchziehenden Tracheenbögen in einer subcuticularen Protoplasmaschicht gelegen sind; denn

1) Die Morphologen, welche die Tracheen phylogenetisch von Segmentalorganen der Würmer oder von Hautdrüsen u. dgl. ableiten, sind auch von diesem Gesichtspunkte aus zur Annahme einer sekretorischen Funktion derselben gekommen (vgl. PALMÉN, 45, p. 142 f.). Doch können für den Physiologen diese deszendenztheoretischen Spekulationen natürlich nicht entscheidend sein.



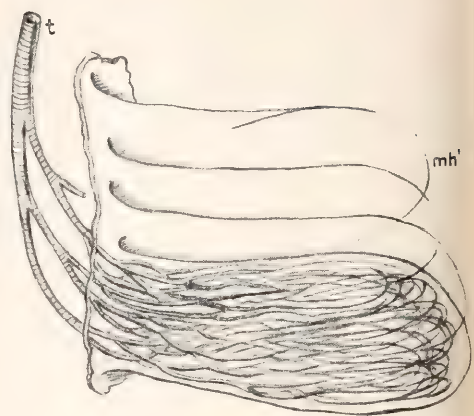


Fig. 39. Fig. 40.

Fig. 39. Kiemenbüschel der Larve von Fig. 37 und 38, ca. 90-fach vergrößert (Oustalet). *t* Trachee, *pp* Papillen.

Fig. 40. Kiemenlamellen einer Larve von *Libellula vulgata*, 950-fach vergrößert (nach Oustalet). *t* Trachee, *mh*, *mh'* hyaline Membran; man sieht die bogenförmig die Lamellen durchziehenden Tracheenäste.

es würde dies nach ihrer Ansicht ein Beweis für die Beteiligung vitaler Vorgänge an dem Gasaustausch sein. Die Protoplasmaschicht soll den Sauerstoff nach innen sezernieren und so eine durch die Tracheen weiter geleitete Sauerstoffströmung erzeugen, während die Kohlensäure durch die von den Verfassern in der Papillenhöhlung nachgewiesenen Bluträume ausgeschieden werden soll, ein Vorgang, der vielleicht noch durch zwei prärectale bläschenförmige Gebilde von sonst unbekannter Funktion unterstützt würde, die mitunter einen ansehnlichen Gasgehalt aufweisen sollen. Sadones hat mit besonderem Nachdruck auf die Schwierigkeit hingewiesen, die sich der Annahme einer Luftströmung in den Papillentracheen entgegenstelle, weil die Tracheenbogen beiderseits mit demselbea Tracheenhauptstamm in Verbindung stehen und daher keine Druckdifferenz vorhanden sein könne, die eine Luftströmung erzeuge. Aber es ist selbstverständlich, daß von einer dem Kreislauf des Blutes entsprechenden einsinnigen Luftströmung nirgends bei den Tracheen die Rede sein kann, sondern wie eben überall bei den Luftatmungsorganen, nur von einem Hin- und Herschwanken und einer dadurch bedingten Durchmischung der frischen und der verbrauchten Luft. Für die Annahme einer solchen Durchmischung aber scheinen gerade bei den Odonaten am allerwenigsten Schwierigkeiten zu bestehen, da die rektalen Papillen durch das abwechselnde Aufsaugen und Auspressen des Wassers rhythmischen Druckschwankungen ausgesetzt werden. Damit soll die früher erörterte Möglichkeit eines Eingreifens vitaler Prozesse, auch hier keineswegs in Abrede gestellt werden, aber die von den Verfassern ersonnene Lokalisation der O_2-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung ist rein spekulativer Natur und daher wertlos, solange sie experimenteller Grundlagen entbehrt. (Aehnliche, aber weder physikalisch noch physiologisch diskutable Anschauungen hat für die *Chironomus*-Larven Schneider [71] geäußert.)

Unter normalen Bedingungen kommen die Libelluliden nach DUFOUR (19) niemals an die Oberfläche, um Luft zu schöpfen. Aber PALMÉN (55) hat bei *Aeschna* gelegentlich beobachtet, daß die Larven die Hinterleibspitzen über den Wasserspiegel emporheben und Luft in den Darm aufnehmen. DEWITZ (15) hat nun festgestellt, daß die Tiere dies nur dann tun, wenn sie sich in schlecht durchlüftetem Wasser befinden, und daß diese Luftatmung regelmäßig experimentell hervorgerufen werden kann, wenn man die Larven in ein mit verdorbenem oder ausgekochtem Wasser gefülltes Gefäß bringt, in welches man einen Holzstab hineinsetzt; sie kriechen alsdann von Zeit zu Zeit nach rückwärts empor und nehmen mit der Hinterleibspitze Luft in den Darm auf, worauf sie wieder ins Wasser zurückkriechen. Es handelt sich also hier um einen Vorgang, der anscheinend ganz analog ist der früher beschriebenen, gleichfalls analen Notatmung der Holothurien (vgl. p. 57) und der später noch zu erörternden buccalen Notatmung der Fische. Die Annahme MARTINS (42), daß der Darm der Odonaten auch normalerweise gleichzeitig Luftatmungsorgan sei, erscheint demnach kaum begründet. Neuerdings haben auch BABÁK und FOUSTKA (1) die Aufnahme von Luft in den Enddarm bei Libellulidenlarven beobachtet, ohne sie jedoch näher zu studieren. Sie lassen die Frage offen, ob die rectalen Kiemen auch Luftatmungsorgane sind, oder die Luftaufnahme nur dazu dient, das in das Rectum aufgenommene Wasser mit Sauerstoff durchzuschütteln. Jedenfalls konnte diese Luftventilation mehrere Tage hindurch ohne Schaden unterdrückt werden (bei welchem O_2-Gehalt des Wassers, ist nicht angegeben).

Schon DUFOUR (19) hatte beobachtet, daß erwachsene Libellulidenlarven tagelang unbeschadet am Trockenen gehalten werden können und hierbei die Afteröffnung geschlossen lassen. Dieses Ueberleben der Odonatenlarven an der Luft ist zu wiederholten Malen bestätigt worden, so in neuerer Zeit von EAST (21), der die Larven von *Aeschna, Erythromma, Agrion* einen Monat außerhalb des Wassers am Leben hielt. DUFOUR erklärte diese Luftatmung durch das Vorhandensein thorakaler Stigmen, die bereits funktionsfähig sind, unter Wasser aber geschlossen gehalten werden. Der Zweck ihrer Entwicklung besteht nach DUFOURS sinnreicher Erklärung darin, die Larven während des letzten Stadiums ihrer Metamorphose, in welchem sie auf aus dem Wasser hervorragende Pflanzen kriechen, vor Erstickung zu bewahren. Um diese thorakalen Stigmen ist ein Streit entbrannt. Verschiedene Autoren haben ihr Vorhandensein bestritten und haben das Ueberleben der Larven an der Luft durch eine allgemeine Widerstandsfähigkeit der Insekten, durch das Fortbestehen einer Darmatmung u. dgl. zu erklären gesucht (PALMÉN, 55, POLETAJEWA, 62, ROSTER, 66 u. a.); aber HAGEN (31) hat ihre Anwesenheit durch das Austreten von Luft bei Erwärmung, DEWITZ (15) durch die Abgabe von Luft beim Einlegen in Alkohol bewiesen. Daß diese Bruststigmen bei den erwachsenen Larven auch Luft aufzunehmen vermögen, hat DEWITZ durch sinnreiche Experimente dargetan: Er beobachtete, daß erwachsene in ausgekochtem Wasser gehaltene Aeschnidenlarven nicht bloß mit dem Hinterleib (s. oben), sondern mitunter auch mit der Brust über den Wasserspiegel emportauchen, woraus bereits hervorgeht, daß sie auch mit den Bruststigmen Luft aufzunehmen vermögen. Nach Verklebung des Hinterleibs sowie der Bruststigmen mit Collodium gehen die Larven sehr rasch zugrunde; die reiferen nun bleiben unbeschadet am Leben, wenn entweder der Hinterleib oder die Bruststigmen frei gelassen werden; bei jungen Larven hingegen führt die Verklebung des Hinterleibs allein schon zum Tode, es sind also hier die Bruststigmen noch nicht zur Aufnahme von Luft befähigt. Auch die Libelluliden zeigen ein analoges Verhalten (s. auch Atmungsmechanik).

Während bei den Odonaten die Luftatmung künstlich hervorgerufen werden muß und normalerweise nur Wasseratmung stattfindet, zeigen manche Insektenlarven gleichzeitig Vorrichtungen für beide Atmungsformen. So leben die Larven von *Paltostoma* nach FR. MÜLLER (48) bald an der Luft und bald im Wasser. Im ersteren Falle atmen sie durch Stigmen, die am Hinterleib gelegen sind, im zweiten Falle durch aus dem After vorstreckbare Tracheenkiemen. Ebenso verhalten sich nach ihm (49) verschiedene Psychodidenlarven.

Außer dem gleichzeitigen Vorhandensein von Luft- und Wasseratmungsorganen ist auch das gleichzeitige Auftreten von Blut- und Tracheenkiemen beschrieben worden. So atmet nach FR. MÜLLER (49) eine *Macronema*-Art für gewöhnlich durch lebhaft im Wasser bewegte Tracheenkiemen; wenn aber die Bewegung derselben stillsteht, so werden aus dem After Kiemenschläuche vorgestreckt, welche für die Funktion der Kiemen eintreten sollen (?). Eine Uebersicht über die verschiedenen bei den Trichopteren sich findenden Respirationsorgane (offenes Tracheensystem, geschlossenes Tracheensystem mit allgemeiner Hautatmung und mit lokalisierter Atmung durch Tracheenkiemen, Blutkiemen und Kombinationen beider) hat LÜBBEN (40) gegeben.

Die Larven vieler Chironomiden, deren Tracheensystem nur rudimentär ist, besitzen am hinteren Leibesende zwei Paar dünnwandiger Schläuche, in denen das bei manchen Arten Hämoglobin führende Blut (s. u.) zirkuliert. Große Larven besitzen nach SCHNEIDER (71) bisweilen außerdem noch Tracheenkiemen am Kopf in Gestalt reich verzweigter baumartiger Röhrchen. Aus dem After vorstülpbare Schläuche, die entweder durch Vermittlung des Blutes oder durch Tracheen, mitunter vielleicht durch beide zusammen einen Gasaustausch vermitteln sollen, sind noch verschiedentlich beschrieben worden (DE MEJERE, 44; PANTEL, 56; THIENEMANN, 74; HEADLEE, 33; ROUBAUD, 67; u. a.). Auch bei den Ephemeridenlarven sollen außer den Tracheenkiemen die mit Blut erfüllten Schwanzfäden (vg. Fig. 35) respiratorisch tätig sein. Sie besitzen übrigens, wie schon EATON (22) festgestellt hat, außerdem noch eine Darmatmung und können daher, wie DEWITZ (15) beobachtete, die Abtragung sowohl der Tracheenkiemen wie der Schwanzfäden ohne Schaden überleben.

Bei der Metamorphose der Larven in die Imago werden die Tracheenkiemen entweder abgeworfen oder sie bleiben, wie PALMÉN (55) gezeigt hat, bei vielen Arten als rudimentäre, geschrumpfte und funktionslose Anhänge erhalten. Merkwürdigerweise sind aber bei einzelnen Arten auch beim erwachsenen luftatmenden Insekt wohlausgebildete Tracheenkiemen gefunden worden. NEWPORT (52) hat das Vorhandensein solcher bei verschiedenen *Pteronarcys*-Arten festgestellt und mit der Lebensweise dieser Insekten in Zusammenhang gebracht, die nur nachts herumfliegen und sich tagsüber unter Steinen an feuchten Orten versteckt halten. GERSTAECKER (26) hat Tracheenkiemen bei der gleichfalls zur Gattung der Perliden gehörigen *Nemoura lateralis* beobachtet. Die zuerst von ihm geteilte Ansicht NEWPORTS, daß das Erhaltenbleiben von Tracheenkiemen mit der Lebensweise in Beziehung stehe, fand er bei genauerer Untersuchung nicht bestätigt. Zwar hielt sich ein Teil der Insekten in feuchten Gegenden, in der Nähe von Wasserfällen etc. auf, andere aber wurden weitab von solchen Orten angetroffen, und in dem Aufenthaltsort

kiementragender und kiemenloser Perliden war ein Unterschied überhaupt nicht feststellbar. GERSTAECKER glaubt daher, daß die Tracheenkiemen ausgebildeter Insekten als bedeutungslose Ueberbleibsel des Larvenlebens anzusehen seien, eine Ansicht, die zwar auch von MILNE-EDWARDS (47, p. 191) geäußert wurde, deren Berechtigung aber angesichts der großen Zweckmäßigkeit, der man bei den Atmungseinrichtungen der Insekten überall begegnet, zweifelhaft erscheint.

Respiratorische Farbstoffe.

Die große Ausdehnung des Atmungsapparates macht, wie schon erwähnt, eine stärkere Ausbildung des Kreislaufes meist überflüssig. Aus dem gleichen Grunde kann auch das Vorhandensein besonderer respiratorischer Eigenschaften des Blutes im allgemeinen nur dort erwartet werden, wo eine größere Lokalisation der Atmung vorliegt. Tatsächlich findet sich Hämocyanin bei den Scorpioniden und manchen Araneiden. Im Blute der Larven von *Musca* und manchen *Chironomus*-Arten ist das Vorhandensein des bei den Tracheaten sonst anscheinend nirgends zu beobachtenden Hämoglobins festgestellt. Wie bei den anderen Tierarten (s. o.) so wurde auch hier versucht, das Auftreten des Hämoglobins mit den besonderen Lebensbedingungen in Zusammenhang zu bringen. LANKESTER (38) und MIALL (46, p. 129f.) haben hervorgehoben, daß die Bedingungen für die O_2-Versorgung bei den Hämoglobin führenden *Chironomus*-Larven recht ungünstig sind, da sie am Grunde von Gewässern in einer an Fäulnisprozessen reichen Umgebung und überdies noch in selbstgegrabenen Löchern leben, die nur eine ungenügende Erneuerung des schlecht ventilierten Wassers zulassen. Tatsächlich führen nach MIALL die unter günstigeren Bedingungen an der Oberfläche des Wassers lebenden *Chironomus*-Arten farbloses Blut. Ganz analog der bei den Würmern festgestellten Tatsache und vielleicht auch auf die gleiche Weise erklärbar (vgl. p. 74) ist die Erscheinung, daß auch die Hämoglobin führenden *Chironomus*-Larven gegen O_2-Mangel keineswegs besonders empfindlich sind, sondern der Asphyxie lange zu widerstehen vermögen; MIALL sah vier Exemplare in ausgekochtem Wasser durch zwei, und eines bis zum fünften Tage am Leben bleiben, was sicher nicht, wie der Verfasser annimmt, auf einen O_2-Vorrat zurückgeführt werden kann. Auch SCHNEIDER (71) will beobachtet haben, daß die rot gefärbten *Chironomus*-Larven weniger empfindlich gegen O_2-Mangel sind als die weißen.

Ueber sonstige respiratorische Farbstoffe ist nichts Sicheres bekannt. Die am Blute vieler Insekten zu beobachtende Schwarzfärbung außerhalb des Körpers hat nichts mit dem Gesaustausch zu tun, sondern beruht nach den Untersuchungen von v. FÜRTH und SCHNEIDER (25) auf der Wirkung eines oxydierenden Fermentes, einer Tyrosinase, auf ein im Blute enthaltenes Chromogen, und stellt einen vermutlich mit der Pigmentbildung in Zusammenhang stehenden Prozeß dar. Das Blut mancher Lepidopterenlarven besitzt eine grüne Farbe, die von Umwandlungsprodukten des mit der Nahrung aufgenommenen Chlorophylls herrührt. Auch die bei den Vanessen verbreiteten gelben und roten Pigmente sind nach den Untersuchungen der Gräfin VON LINDEN (39) von dem Chlorophyll der

Nahrung herzuleiten. Sie zeigen chemisch eine Verwandtschaft mit dem Hämoglobin und besitzen auch die Eigentümlichkeit unter dem Einfluß reduzierender Agentien Farbenänderungen zu zeigen, die durch oxydierende Agentien wieder rückgängig gemacht werden können. Da VON LINDEN ähnliche Farbenänderungen, wie sie durch Reduktion erzielbar sind (aber im Verlaufe der Entwicklung auch von selbst eintreten), auch an Raupen und Puppen beobachtet haben will, die längere Zeit unter Wasser oder in einer O_2-freien Atmosphäre gehalten wurden, und da sich die Pigmentkörner außer im Darm besonders in der Haut und in der Intima der Tracheen (vornehmlich der Endstämme und Endzellen) finden, so hat sie dem Pigment auch eine große respiratorische Bedeutung zugeschrieben, eine Annahme, die jedoch vorläufig jeder exakten Begründung entbehrt. Auch die Schlußfolgerung, daß das lange Ueberleben der Insekten in einem O_2-freien Medium auf einer O_2-Speicherung durch dieses Pigment beruhen müsse, ist ebensowenig begründet wie alle derartigen Spekulationen, bei denen aus einer mehr oder minder langen Anoxybiose auf einen Vorrat an „gespeichertem Sauerstoff“ geschlossen wird.

In einzelnen Fällen ist auch bei Insekten eine Vergesellschaftung mit Algen beschrieben worden. Eine Ausnutzung des von diesen produzierten Sauerstoffs ist hier natürlich ebensogut denkbar, wie bei den Protozoen oder Cölenteraten (s. daselbst). So hat KAMMERER (36) eine Symbiose zwischen Larven von *Aeschna cyanea* und *Oedogonium*-Fäden beobachtet und den bemerkenswerten Umstand hervorgehoben, daß der reichste Algenbesatz in der Umgebung des Afters zu finden war, so daß der von den Algen abgeschiedene Sauerstoff der hier durch den Darm erfolgenden Atmung unmittelbar zugute kommen konnte. Die von ihm angestellten Versuche, die Bedeutung der Algen für den Respirationsprozeß darzutun, können allerdings wegen der mangelnden Präzisierung der Versuchsbedingungen (Ueberladung des Wassers mit Kohlensäure, Verunreinigung mit Seifenwasser! u. dgl.) nicht als beweisend betrachtet werden.

Die Beschaffung einer für gasanalytische Untersuchungen ausreichenden Butmenge begegnet wegen der Kleinheit der Objekte natürlich großen Schwierigkeiten. Die Angaben von GRIFFITHS (28), der im Blute verschiedener Lepidopteren und Coleopteren 16—17 Proz. O_2 und 33—35 Proz. CO_2 gefunden haben will, sind durchaus unglaubwürdig. Neuerdings haben BARRATT und ARNOLD (2) die winzigen aus dem Blutplasma von 17 *Dytiscus*- und 5 *Hydrophilus*-Exemplaren ausgepumpten Gasmengen (mit nicht näher angegebener Methodik) analysiert und im ersteren Falle 6,7 Proz. CO_2 und 1,8 Proz. N_2, und im zweiten Falle 3,8 Proz. CO_2 und 1,9 Proz. N_2 gefunden. Der O_2-Gehalt war in beiden Fällen unbestimmbar gering. Da auch das Blut dieser Käfer an der Luft gleich nachdunkelt, dagegen im Tierkörper überall strohgelb ist, so schließen die Verfasser auch hieraus, daß es keinen Sauerstoff enthalten und keine respiratorische Funktion besitzen kann.

Literatur.

Tracheaten.

1. **Babák, E.**, *und* **Foustka, O.**, *Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven. Pflügers Arch., Bd. 119 (1907), p. 530.*
2. **Barrat, J. O. W.**, *and* **Arnold, G.**, *A study of the blood of certain Coleoptera:*

Dytiscus marginalis and Hydrophilus piceus. Quart. Journ. microsc. Science, Vol. 56 (1911), p. 149.

3. **Berg, C.**, *Ueber im Wasser lebende Bombyx-Raupen. Korresp.-Blatt d. Naturf. Ver. zu Riga, Jahrg. 22 (1877), p. 37.*
4. **Bert, P.**, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870, p. 198.*
5. **Berteaux, L.**, *Le poumon des Arachnides. La Cellule, T. 5, Fasc. 2 (1889), p. 253.*
6. **du Bois-Reymond, R.**, *Ueber die Atmung von Dytiscus marginalis. Verhandl. d. Berl. physiol. Ges., Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1898, p. 378.*
7. **Börner, G.**, *Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, Heft 42, Bd. 17 (1904), p. 98.*
8. **Bouvier, E. L.**, *Sur les caractères externes des Péripates. Proc. 4. internat. Congr. Zool. Cambridge 1898, p. 269.*
9. **Brocher, Fr.**, *Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. La Notonecte. Ann. biol. lacustre, T. 4 (1909/11), p. 9.*
10. **Cajal, S. R.**, *Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées etc. Ztschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 7 (1890), p. 332.*
11. **Calvert, P. P.**, *The first filling of the tracheae with air (Odonata). Entomol. News, Vol. 9 (1898), p. 73.*
12. **Causard, M.**, *Sur la respiration branchiale chez les Diplopodes. Compt. rend. Acad., T. 129 (1899), p. 237; — ausführlich in: Bull. scientif. France et Belgique, T. 37 (1903), p. 461.*
13. **Deibel, J.**, *Beiträge zur Kenntnis von Donacia und Macroplea unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 31 (1911), p. 106.*
14. **Devaux, H.**, *De l'asphyxie par submersion chez les animaux et les plantes. Compt. rend. Soc. Biol., (9) T. 3 (1891), p. 43.*
15. **Dewitz, H.**, *Einige Beobachtungen, betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven. Zool. Anz., Bd. 13 (1890), p. 500 u. 525.*
16. — *Entnehmen die Larven der Donacien vermittelst Stigmen oder Atemröhren den Lufträumen der Pflanzen die sauerstoffhaltige Luft? Berl. Entomol. Ztschr., Bd. 32 (1888), p. 5.*
17. **Dogs, W.**, *Metamorphose der Respirationsorgane bei Nepa cinerea. Mitteil. Naturwiss. Ver. Neu-Vorpommern-Rügen, Jahrg. 40 (1909), p. 1.*
18. **Dubois, R.**, et **Couvreur, E.**, *Études sur le ver à soie pendant la période nymphale. Ann. Soc. Linnéenne de Lyon, T. 48 (1901), p. 157.*
19. **Dufour, L.**, *Études anatomiques et physiologiques et observations sur les larves des Libellules. Ann. d. Sc. nat., (3) Zool., T. 17 (1852), p. 65.*
20. **Dutrochet, H.**, *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux, T. 2, Paris 1837, p. 417.*
21. **East, A.**, *Notes on the respiration of the Dragonfly nymph. Entomologist, Vol. 33 (1900), p. 211.*
22. **Eaton, A. E.**, *Notes on some species of the Orthopterous genus Cloëon. Ann. nat. Hist., (3) Vol. 18 (1866), p. 145.*
23. **Enderlein, G.**, *Die Respirationsorgane der Gastriden. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 108, Abt. 1 (1899), p. 235. — Ueber die Gattung Gyrostigma Brauer und Gyrostigma conjugens nov. spec., nebst Bemerkungen zur Physiologie. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 67 (1901), Beiheft, p. 23.*
24. — *Schuppen als sekundäre Atmungsorgane etc. Zool. Anz., Bd. 29 (1906), p. 659.*
25. **v. Fürth, O.**, u. **Schneider, H.**, *Ueber tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol., Bd. 1 (1901), p. 229.*
26. **Gerstaecker, A.**, *Ueber das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 24 (1874), p. 204.*
27. **Gilson, G.**, *and* **Sadones, J.**, *The larval gills of the Odonata. Journ. of the Linnean Soc., Zool., Vol. 25 (1896), p. 413.*
28. **Griffiths, A. B.**, *On the blood of the invertebrata. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 18 (1890/1), p. 288; Vol. 19 (1892), p. 116. — Vgl. auch Griffiths, 19, auf p. 75.*
29. **Haase, E.**, *Das Respirationssystem der Symphilen und Chilopoden. Schneiders Zool. Beitr., Bd. 1 (1884), p. 65.*
30. **Hagemann, J.**, *Beiträge zur Kenntnis von Corixa. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 30 (1910), p. 373.*
31. **Hagen, H.**, *Beitrag zur Kenntnis des Tracheensystems der Libellenlarven. Zool. Anz., Bd. 3 (1880), p. 157. — Einwürfe gegen Dr. Palméns Ansicht von der Entstehung des geschlossenen Tracheensystems. Ebenda, Bd. 4 (1881), p. 404.*
32. **Haupt, H.**, *Bemerkungen zu Zellers Tagebuch. Notizen über Acentropus niveus. Wochschr. Aquar. u. Terr.-kunde, Bd. 3 (1906), p. 30. — Wie versorgen sich*

Raupe und Puppe des Wasserschmetterlings Acentropus niveus mit Atemluft. Ebenda, Bd. 4 (1906), p. 18 (zit. nach Nigmann, 53).
33. **Headlee, Th. J.,** *Blood gills of Simulium pictipes. Amer. Naturalist, Vol. 40 (1906), p. 875.*
34. **Holmgren, E.,** *Ueber das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen. Festskrift för W. Lilljeborg, Upsala 1896.*
35. **Hoppe, J.,** *Die Atmung von Notonecta glauca. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., Bd. 31 (1912), p. 189.*
36. **Kammerer, P.,** *Symbiose zwischen Libellenlarve und Fadenalge. Arch. Entw.-Mech., Bd. 25 (1908), p. 52.*
37. **Krogh, A.,** *On the hydrostatic mechanism of the Corethra larva with an account of methods of microscopical gas analysis. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 25 (1911), p. 183.*
38. **Lankester, E. Ray,** *A contribution to the knowledge of haemoglobine. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 21 (1872/3), p. 70.*
39. **Linden, Gräfin v.,** *Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. 1. Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen. Pflügers Arch., Bd. 98 (1903) p. 1. — Neue Untersuchungen über die Farben der Schmetterlinge. Leopoldina, Heft 39 (1903), p. 110 u. 116.*
40. **Lübben, H.,** *Die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 24 (1907), p. 71.*
41. **Mac Leod, J.,** *Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. de Biol., T. 5 (1884), p. 1.*
42. **Martin, J.,** *Sur la respiration des larves de Libellules. Bull. Soc. philomat. Paris, (8) T. 4 (1891/2), p. 122.*
43. **Meinert, Fr.,** *De encephale Myggelarver. Vidensk. Selsk. Skr., 6te Raekke, nat. og math. Afd., Bd. 3, IV (1886), p. 373 (franz. Résumé, p. 476).*
44. **Mejere, J. C. H. de,** *Ueber die Larve von Lonchoptera. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 14 (1901), p. 87.*
45. **Menge, A.,** *Ueber die Lebensweise der Arachniden. Neueste Schriften d. Naturf. Ges. in Danzig, Bd. 4 (1851), p. 1.*
46. **Miall, L. C.,** *The natural history of aquatic insects, London 1903.*
47. **Milne-Edwards,** *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. 2, Paris 1857.*
48. **Müller, Fr.,** *Verwandlung und Verwandtschaft der Blepharoceriden. Zool. Anz., Bd. 4 (1881), p. 499.*
49. — *Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd tätigen Atemwerkzeugen. Entomolog. Nachrichten, Bd. 14 (1888), p. 273.*
50. **Müller, W.,** *Ueber einige im Wasser lebende Schmetterlingsraupen Brasiliens. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 50, Bd. 1 (1884), p. 194.*
51. — *Beobachtungen an im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen. Zool. Jahrb., Abt. f. Systemat., Bd. 6 (1892), p. 617.*
52. **Newport, G.,** *On the existence of branchiae in the perfect state of a Neuropterous Insect etc. Ann. nat. Hist., Vol. 13 (1844), p. 21.*
53. **Nigmann, M.,** *Anatomie und Biologie von Acentropus niveus Oliv. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 26 (1908), p. 489.*
54. **Oustalet, E.,** *Note sur la respiration chez les nymphes des Libellules. Ann. d. Sc. nat., (5) Zool., T. 11 (1869), p. 370.*
55. **Palmén, J. A.,** *Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors 1877.*
56. **Pantel, J.,** *Sur quelques détails de l'appareil respiratoire et de ses annexes dans les larves des Muscides. Bull. Soc. Entom. France, 1901, p. 57.*
57. **Peyrou, J.,** *Sur l'atmosphère interne des insectes comparée à celle des feuilles. Compt. rend. Acad., T. 102 (1886), p. 1339.*
58. **Plateau, F.,** *Observations sur l'Argyronète aquatique. Bull. Acad. Roy. Belgique, (2) T. 23 (1867), p. 96.*
59. — *Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques, 2. Partie. Ebenda, (2) T. 34 (1872), No. 9 u. 10.*
60. — *Les Myriopodes marins et la résistance des Arthropodes à respiration aérienne à la submersion. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 26 (1890), p. 236.*
61. — *De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. Arch. de Biol.. T. 7 (1887), p. 331.*
62. **Poletajewa,** *Quelques mots sur les organs respiratoires des larves des Odonates Horae Soc. Entomol. St. Pétersbourg, T. 15 (1879), p. 436.*
63. **Prenant, A.,** *Notes cytologiques. Cellules trachéales des oestres. Arch. d'Anat. microsc., T. 3 (1899/00), p. 293.*
64. **Regnard, P.,** *Sur la qualité de l'air contenu dans les cocons de vers à soie. Compt. rend. Soc. Biol., (8) T. 5 (1888), p. 787.*

65. **Rossi, L.**, *Sulla resistenza dei Miriapodi all'asfissia. Bull. Soc. entom. ital., Vol. 33 (1901). — Sulla respirazione cutanea e branchiale dei Diplopodi. Anat. Anz., Bd. 27 (1903), p. 150.*
66. **Roster, D. A.**, *Contributo all' anatomia ed alla biologia degli Odonati. Bull. Soc. entom. ital., Vol. 17 (1885), p. 256.*
67. **Roubaud, E.**, *Branchies rectales chez les larves de Simulium damnosum Theob. Compt. rend. Acad., T. 144 (1907), p. 716.*
68. **Sadones, J.**, *L'appareil digestive et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule, T. 11 (1895), p. 273.*
69. **Scheiber, S. H.**, *Vergleichende Anatomie und Physiologie der Oestridenlarven. 2. Teil, Kap. 4. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 45, 1. Abt. (1862), p. 1.*
70. **Schmidt, E.**, *Ueber Atmung der Larven und Puppen von Donacia crassipes. Berl. Entomol. Ztschr., Bd. 31 (1887), p. 325. — Noch einmal über die Atmung der Larven von Donacia crassipes. Ebenda, Bd. 33 (1889), p. 299.*
71. **Schneider, J.**, *Untersuchungen über die Tiefsee-Fauna des Bielersees. Mitteil. Naturf. Ges. Bern, Jahrg. 1904, p. 165 (184).*
72. **Schultze, M.**, *Zur Kenntnis der Leuchtorgane von Lampyris splendidula. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 1 (1865), p. 124.*
73. **v. Siebold**, *Bericht über d. 34. Versaml. d. Naturf. u. Aerzte z. Karlsruhe 1858, p. 211 (zit. nach Schmidt, 70).*
74. **Thienemann, A.**, *Analkiemen bei den Larven von Glossosoma Boltoni Curt. und einigen Hydropsychiden. Zool. Anz., Bd. 27 (1904), p. 125.*
75. **Wielowiejski, H. v.**, *Studien über die Lampyriden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882), p. 354.*

IX. Fische.

A. Wasseratmung.

1. Allgemeines.

Die Größe des Gaswechsels variiert bei den verschiedenen Fischarten in hohem Maße, doch kann man im allgemeinen sagen, daß er in die gleiche Größenordnung gehört wie jener der luftatmenden Amphibien, ja diesen nicht selten beträchtlich übertrifft (vgl. JOLYET und REGNARD, 62; BOUNHIOL, 21). Dies ist aus dem Grunde bemerkenswert, weil bei den Fischen die äußeren Bedingungen des Gasaustausches in vielen Fällen erheblich ungünstiger sind als bei den Luftatmern, so daß hieraus bereits auf eine hohe Vollkommenheit des der Atmung dienenden Organs geschlossen werden kann. In der Tat ist es festgestellt, daß Fische bei einem so niederen O_2-Druck zu leben vermögen (und oft auch unter natürlichen Verhältnissen tatsächlich leben), wie er bei Luftatmern unter normalen Bedingungen kaum jemals zu beobachten sein wird.

Verschiedene Autoren haben Versuche unternommen, um die untere Grenze des O_2-Druckes zu bestimmen, bei welchem das Leben der Fische noch bestehen kann. DUNCAN und HOPPE-SEYLER (33) hielten Fische in einem abgeschlossenen Wasservolumen, welches entweder überhaupt nicht durchlüftet wurde, oder bei welchem eine solche Luftzirkulation hergestellt war, daß die Kohlensäure absorbiert wurde und Luft an Stelle des verbrauchten Sauerstoffs nachströmte, so daß der O_2-Gehalt immer mehr absank. Die bei einer Temperatur von 6—13° angestellten Versuche ergaben, daß bei einem O_2-Gehalt von 4—3 ccm p. Liter (entsprechend etwa der Hälfte des normalen O_2-Druckes) die Fische sich völlig wohl befanden. Bei

einem O_2-Gehalt von 1,7—0,8 ccm, entsprechend einer O_2-Tension von 4,5—2 Proz. des Atmosphärendrucks, traten bei den Forellen deutliche Zeichen schwerer Dyspnoe auf, die bei längerer Dauer des Versuchs zum Tode geführt hätte, während Schleien noch bei sehr niedrigem O_2-Gehalt zu leben vermochten.

Um festzustellen, ob bei dem niedrigen am Grunde des Gullmarfjords beobachteten O_2-Gehalt von 1,8—1,6 ccm p. L. (vgl. p. 6) Fische noch zu leben vermögen, veranlaßte Pettersson (102) Frl. Lovén einige diesbezügliche Versuche anzustellen. Die Fische wurden bis zum Eintritt der Asphyxie in einem abgeschlossenen Gefäß gehalten. Ein Kabeljau („codfish") lebte 6 Stunden in einem Wasser, dessen O_2-Gehalt hierbei von 5,18 auf 0,19 ccm p. L. absank. Zwei Individuen von *Gadus merlangus* verminderten den O_2-Gehalt von 5,18 auf 0,83 p. Liter; der größere ging zugrunde, während der kleinere sich nach Durchlüftung des Wassers wieder erholte. Chlopin und Nikitin (28) fanden, daß Rotaugen und Kaulbarsche nicht mehr als 1 ccm O_2 im Liter benötigen und erst bei einem O_2-Gehalt von 0,51—0,68 ccm zugrunde gehen. Kupzis (69) hielt Fische in einem durch eine Glasplatte verschlossenen Gefäß. Es ergab sich, daß bei den untersuchten Fischarten (Weißlinge, Gründlinge, Kaulbarsche, Flußbarsche, Rotaugen, Brachse) die ersten Erscheinungen von Asphyxie im Mittel bei einem O_2-Gehalt von 0,91 ccm p. Liter sich bemerkbar machten, und der Tod bei 0,66 ccm eintrat; die beiden letztgenannten Arten konnten bei noch geringerem O_2-Gehalt leben. (Die Temperatur des Wassers betrug 8—15,5, meist 10—12° C.) Die Menge der angesammelten CO_2 hatte der Verfasser bei diesen Versuchen nicht bestimmt, von der (vermutlich irrigen) Voraussetzung ausgehend, daß sie die des aufgenommenen O_2 nicht übertreffen könne. Daß aber die schließlich eintretenden Lähmungserscheinungen nicht auf Kohlensäureanhäufung zurückzuführen waren, ging aus besonderen über die Giftwirkung der Kohlensäure angestellten Versuchen hervor, welche ergaben, daß Fische sehr große Mengen freier CO_2 ertragen können (s. u.). Die schädliche Einwirkung derselben begann erst bei einem Gehalt von mehr als 64 ccm p. Liter (bei 7.5° C): zur Tötung der Fische war eine Lösung von mehr als 142 ccm freier CO_2 erforderlich, der Gründling konnte auch diesen Gehalt noch ertragen.

König und Hünnemeier (65) haben Versuche in der Weise angestellt, daß sie Fische in einem abgeschlossenen Wasserbehälter, der aber oben etwas Luft enthielt, aufbewahrten; auch Nahrung wurde mithineingetan. Es ergab sich, daß Fische, die auch in nicht fließendem Wasser gut fortkommen, erst bei sehr niedrigem O_2-Gehalt (1,0—0,4 ccm pro Liter) zugrunde gehen. Dabei sind die so gewonnen Werte vielleicht noch zu niedrig und die Tiere würden, wie die Verfasser selbst zugeben, in der Freiheit vielleicht noch einen geringeren O_2-Gehalt ertragen haben, da sie bei den 6—9 Tage hindurch währenden Versuchen durch die Anhäufung von Stoffwechsel- und Fäulnisprodukten geschädigt sein konnten (die auch den Wert der gasanalytischen Angaben [respiratorische Quotienten von 1,9—2,5] sehr fragwürdig erscheinen lassen).

Neuerdings hat auch Orsenigo (95) an einer größeren Reihe von Fischen Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit gegen O_2-Mangel in der üblichen Weise angestellt, indem er die Tiere in einem

Wasserbehälter, in welchem durch ein Netz ihr Emporsteigen an die Oberfläche verhindert war, so lange verweilen ließ, bis infolge der O_2-Verminderung durch die Atmung Asphyxie eintrat, als deren Kennzeichen das Umfallen der Fische auf die Seite verwendet wurde. Der zu diesem Zeitpunkte bestimmte O_2-Gehalt schwankte bei den verschiedenen Arten zwischen 0,195 und 1,63 ccm pro Liter entsprechend einem O_2-Druck von 0,59—4,89 Proz. Atmosphären. Den niedrigsten Wert ergab der durch seine Widerstandsfähigkeit gegen O_2-Mangel ja bekannte Aal (s. unten), die geringste Widerstandsfähigkeit zeigte der amerikanische Lachs (*Salmo fontinalis*), der in kaltem, rasch strömendem Wasser lebt. Allgemein zeigten die Cyprinoiden eine hohe, die Salmoniden eine geringe Widerstandsfähigkeit. Die letztere Tatsache war auch schon von PATON (100) und von HOFER (49) hervorgehoben worden.

Alle die angeführten Versuche haben, wie leicht einzusehen, die Frage nach dem niedrigsten mit dem Leben der Fische vereinbaren O_2-Druck nicht in einwandfreier Weise gelöst, vor allem wegen des prinzipiellen Fehlers der Methodik, daß sie stets bei immer mehr absinkendem O_2-Gehalt angestellt wurden. Da die Folgen ungenügender O_2-Zufuhr sich nicht sogleich bemerkbar machen müssen, sondern erst nach längerer Zeit eintreten können (man denke nur an die Frösche, die einige Stunden in einer O_2-freien Atmosphäre zu leben vermögen), während welcher der O_2-Gehalt noch weiter abgesunken ist, so geben die Versuche bloß über den O_2-Druck Auskunft, bei welchem das Leben nicht mehr möglich ist, nicht aber über jenen, bei welchem es noch unbeschädigt fortbestehen kann. WINTERSTEIN (142) hat daher einen Versuch an *Leuciscus erythrophthalmus* in der Weise angestellt, daß der Fisch (bei Zimmertemperatur) in einem größeren Wasserbehälter gehalten wurde, durch welchen kontinuierlich ein Strom etwas O_2-haltigen Stickstoffs hindurchging, der die abgegebene Kohlensäure entfernte und den O_2-Gehalt, nach seinem allmählichen Absinken von der Norm, zwischen 0,7 und 1,2 ccm pro Liter hielt. Unter diesen Bedingungen wurde der Fisch 7 Tage gehalten, ohne — abgesehen von einer bedeutenden Verstärkung der Atmungstätigkeit — irgendwelche Störungen zu zeigen, und ohne zum Schöpfen von Luft an die Oberfläche zu kommen, was, wie wir später sehen werden, bei unzureichender O_2-Versorgung stets geschieht. Es konnte also eine Verminderung des O_2-Gehaltes bis auf 0,7 ccm pro Liter, entsprechend einem O_2-Druck von 2,2 Proz. des Atmosphärendruckes (16,6 mm Hg) ohne Schaden ertragen werden. Ein weiteres Absinken des O_2-Druckes auf 0,5—0,4 ccm pro Liter (= 1,5—1,3 Proz. Atm.) erzeugte hingegen Asphyxie.

Nach BOUNHIOL (21) würde die Fähigkeit, sich innerhalb weiter Grenzen der Größe des O_2-Druckes anzupassen, nur den Süßwasserfischen zukommen, von den Seefischen nur solchen, welche, wie der Aal, zeitweise im Süßwasser leben. Die übrigen Seefische würden schon bei einer Erniedrigung des normalen O_2-Gehaltes auf etwa $^3/_5$ asphyktisch; dies soll die Ursache sein, warum Seefische die Gefangenschaft schlecht vertragen. Denn auch in gut durchlüfteten Seewasseraquarien würde der O_2-Gehalt etwas hinter dem des freien Meeres zurückbleiben, und die geringe Verminderung um 1—2 ccm pro Liter würde hinreichen, um einen Zustand chronischer Asphyxie zu erzeugen, der in einer leichten Vergrößerung des respiratorischen Quotienten

zum Ausdruck komme und schließlich zum Tode führe. Die Erklärung, die Bounhiol für die Verschiedenheit des Anpassungsvermögens geben will, ist recht seltsam; er behauptet, daß der absolute O_2-Gehalt des Süßwassers und des Seewassers annähernd der gleiche sei, daß aber die Erneuerung des verbrauchten Sauerstoffs im ersteren langsamer erfolge, und daß die Bewohner des Süßwassers sich dieser verlangsamten Erneuerung des Sauerstoffs angepaßt hätten. Wieso eine derartige Anpassung ohne mindestens zeitweise Verringerung des O_2-Gehaltes möglich sein sollte, ist nicht verständlich. In Wahrheit dürfte die Erklärung vielmehr darin liegen, daß, wie wir in der Einleitung gesehen haben, der O_2-Gehalt des Süßwassers eben großen Schwankungen unterworfen ist, denen die Bewohner sich angepaßt haben, während bei den Seefischen bei der großen Konstanz des O_2-Gehaltes des Meeres im allgemeinen kein Grund zu einer solchen Anpassung vorliegt. Damit dürfte es auch in Zusammenhang stehen, daß die Seefische, wie sich übereinstimmend aus den Angaben von Jolyet und Regnard (62) und Bounhiol (21) ergibt, im allgemeinen einen erheblich größeren Gaswechsel aufweisen, ein Moment, das auch seinerseits wieder eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen O_2-Mangel herbeiführen muß [1]).

Im Anschluß an die Versuche über den mit dem Leben verträglichen geringsten O_2-Druck sei erwähnt, daß Jordi (63, unter Leitung von Kronecker) und Frau Traube-Mengarini (135, 136), die letztere bei Gelegenheit ihrer später noch zu erörternden Versuche über die Schwimmblasengase, einige Versuche über das Ueberleben von Fischen in angeblich O_2-freien Medien angestellt haben. Nach Jordi konnte ein Goldfisch in einem von der Luft abgeschlossenen Gefäß $2^1/_2$ Tage, in ausgekochtem Wasser etwa 1 Tag leben. Wurde der Fisch, der sich in einem dem Tode vorangehenden Zustand befand, hierauf in ein anderes Gefäß mit ausgekochtem Wasser gebracht, so erholte er sich und konnte wieder 10—17 Stunden leben. Dagegen konnte ein frischer Fisch, der in das erstere Wasser gesetzt wurde, in diesem nur wenige Stunden aushalten; wurde aber das Wasser, in welchem ein Fisch zugrunde gegangen war, mit 0,02 g NaOH versetzt, so konnte ein Fisch jetzt 1 Tag darin leben. Wurde schließlich zu 500 ccm Wasser, in welchem sich ein sterbender Fisch befand, 0,05 g NaOH hinzugefügt, so erholte sich der Fisch wieder und konnte über 45 Stunden in dem Wasser leben. Die Ursache der Asphyxie sollte nach diesen Versuchen lediglich in der Ansammlung von Kohlensäure und nicht in einem Mangel an Sauerstoff zu suchen sein. Traube-Mengarini will einen Fisch sogar 72 Stunden (!) in ausgekochtem Wasser bei kontinuierlicher Durchleitung von Wasserstoff haben leben sehen.

1) Es sei übrigens betont, daß noch durchaus nicht festgestellt ist, worin diese „Anpassung" an niedrigen O_2-Druck eigentlich besteht. Zum Teil findet sie wohl ihre Erklärung in der noch zu erörternden Fähigkeit, den im Wasser gelösten Sauerstoff in hohem Maße auszunutzen, zum Teil in der bedeutenden Verstärkung der Atembewegungen, die bei O_2-Mangel eintritt; es wäre aber auch denkbar, daß unter diesen Bedingungen ein Teil der Stoffwechselprozesse anoxybiotisch verläuft. Die hohen respiratorischen Quotienten, welche König und Hünnemeier beobachtet haben (s. oben), würden in diesem Sinne sprechen, doch sind sie, wie erwähnt, wegen der sicher mitspielenden Fäulnisprozesse ganz unzuverlässig. Auch die Beobachtung von Pieri (103), daß Fische, die man in ein Medium bringt, in welchem andere Exemplare durch Erstickung zugrunde gegangen sind, nicht gleich asphyktisch werden, sondern erst nach einiger Zeit, sowie die gleich zu erwähnenden Beobachtungen, daß Zusatz von Alkali (vermutlich durch Neutralisierung anoxybiotisch erzeugter Säuren) die Widerstandsfähigkeit gegen O_2-Mangel erhöht, lassen sich im gleichen Sinne deuten.

Diese Versuchsergebnisse sind wohl nur durch grobe Mängel der Methodik erklärbar; in exakter Weise ist ein längere Zeit währendes Ueberleben von Fischen in einem wirklich O_2-freien Medium noch niemals beobachtet worden. LOMBROSO (73) sah Fische in Oel 2—$5^1/_2$ Stunden am Leben bleiben. Aber seine Annahme, daß Oel keinen Sauerstoff enthalte, ist völlig irrig (vgl. die Anmerkung auf p. 28). PACKARD (98) sah *Fundulus* und *Ctenolabrus* im Mittel $^3/_4$—$3^1/_2$ Stunden in Wasser am Leben bleiben, das durch Auskochen und Durchleiten von Wasserstoff seines Sauerstoffs beraubt worden war. Aber auch hier wurde das Fehlen des Sauerstoffs nicht durch direkte Bestimmung, sondern nur durch Zusatz von Hämoglobin festgestellt. Jedenfalls ist ein mehrtägiges Ueberleben bei völligem Ausschluß von Sauerstoff nach allen Beobachtungen völlig unglaubwürdig. — Daß Zusatz von Alkali die Widerstandsfähigkeit der Fische gegen O_2-Mangel erhöht (und Säure sie herabsetzt), ist auch von PACKARD beobachtet worden. Es beruht dies aber nicht, wie KRONECKER glaubte, auf der Bindung von Kohlensäure, sondern vielleicht auf der Neutralisierung durch die Asphyxie erzeugter saurer Stoffwechselprodukte.

Daß der Tod der Fische in ungenügend ventiliertem Wasser auf O_2-Mangel und nicht auf CO_2-Anhäufung beruht, haben bereits vor 100 Jahren PROVENÇAL und HUMBOLD (108) erkannt, und schon JOLYET und REGNARD (62) exakt nachgewiesen. Die Empfindlichkeit der Fische gegen Kohlensäure ist natürlich gleichfalls eine verschiedene. JOLYET und REGNARD sahen die Kohlensäure erst bei einem Druck von 10—20 Proz. schädlich und erst bei 20—30 Proz. Atm. tödlich wirken (doch dürften diese aus dem Gehalt berechneten Werte wegen der Alkalinität des Wassers zu hoch sein); der von KUPZIS beobachtete tödliche CO_2-Gehalt (s. oben) würde einem Druck von 10,9 Proz. Atm. entsprechen. WINTERSTEIN (142), der in einigen Versuchen die lähmende CO_2-Tension direkt gemessen hat, fand sie bei *Perca* zwischen 8 und 9, bei *Leuciscus* zwischen 11 und 14, bei *Carassius vulg.* bei mehr als 30 Proz. Atm. gelegen. REUSS (120) fand die CO_2-Tension, die dauernde Seiten- oder Rückenlage hervorruft, im Mittel bei Forellen zu ca. 8, bei Karpfen zu 14, bei Schleien zu 24 Proz. Atm. Diese Werte sind an sich nicht besonders hoch, zum Teil sogar beträchtlich geringer als der bei luftatmenden Kaltblütern das Leben bedrohende CO_2-Druck; bedenkt man aber, daß, wie schon mehrfach erwähnt, die Kohlensäure bei mittlerer Temperatur im Wasser rund 30mal so löslich ist als der Sauerstoff, und daß demgemäß zur Erzeugung einer gleichen Tensionsdifferenz eine 30mal so große CO_2- wie O_2-Menge erforderlich ist (vgl. p. 2), so ergibt sich ohne weiteres, daß nicht nur die unter natürlichen Lebensbedingungen auftretende Asphyxie, wie schon BOUNHIOL (21) hervorgehoben hat, stets durch O_2-Mangel bedingt sein muß, sondern auch die in abgeschlossenen Gefäßen experimentell hervorgerufene, da aller verfügbarer Sauerstoff längst aufgebraucht sein muß, ehe der CO_2-Druck eine irgendwie schädliche Höhe erreicht haben kann.

Außer dem mitunter sehr niedrigen O_2-Druck ist ein zweites konstantes Moment, welches zu einer Erschwerung des Gaswechsels führt, bei allen Wassertieren gegeben durch den geringen O_2-Gehalt des respiratorischen Mediums, der ja, auf die Volumeinheit bezogen, nur etwa $^1/_{30}$ jenes der Luft beträgt (ca. 0,7 Vol.-Proz. im Wasser gegen ca. 21 Proz. in der Luft). Da dieser geringere O_2-Gehalt unmöglich durch einen entsprechend rascheren Wechsel des ja viel schwerer beweglichen respiratorischen Mediums ausgeglichen werden kann, so ergibt sich daraus die Notwendigkeit einer weitgehenden Ausnutzung des gebotenen Sauerstoffs, die gleichfalls an die Funktionsfähigkeit des Atmungsorgans hohe Ansprüche stellt.

Als Drittes kommt schließlich die schärfere Lokalisation der Atmung gegenüber jener der luftatmenden Amphibien hinzu. Denn

die Hautatmung dürfte nur bei wenigen Arten der Fische einen größeren Umfang erlangen, wie auch besondere akzessorische Atmungsorgane eine Eigentümlichkeit nur weniger Formen sind; bei der überwiegenden Mehrzahl wird der Gaswechsel jedenfalls zum weitaus größten Teile durch das spezifische Atmungsorgan, die Kiemen, bewerkstelligt, denen wir daher auf Grund all dieser Erwägungen eine hohe Stufe der Vollkommenheit werden zuerkennen müssen.

2. Kiemenatmung.

Die Kiemen sind überaus reich mit Blut versorgte Auswüchse der Schleimhaut, bei denen durch eine Aufsplitterung in zahlreiche feine Lamellen, Blättchen und Fältchen eine große dem Gaswechsel dienende Oberfläche geschaffen wurde. Meist gehen von den Kiemenbogen, die jederseits von einer die Mundhöhle mit der Außenwelt in Kommunikation setzenden Kiemenspalte begrenzt werden, eine doppelte Reihe von Kiemenblättchen aus, die jederseits wieder mit auf der ersten Fläche senkrecht stehenden, reich vaskularisierten Fältchen besetzt sind (Fig. 41 und 42). Bezüglich der Einzelheiten in der

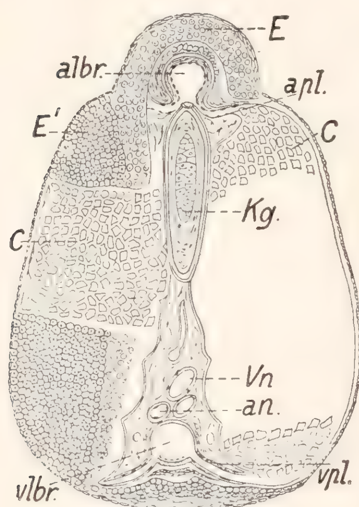


Fig. 41.

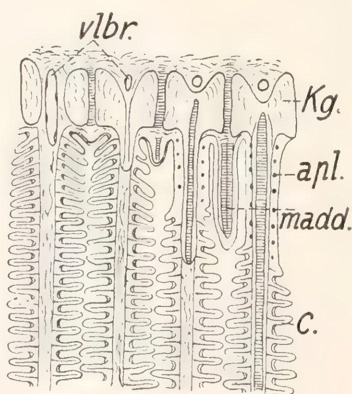


Fig. 42.

Fig. 41. Kieme vom Hecht. Durchschnitt durch den freien Teil eines Kiemenblattes vom Hecht. *E* Haut durchschnitten, *C* Kapillarnetz, das Weißgelassene stellt die Kapillaren dar, links ist in der Mitte das Kapillarnetz, innen und außen das Epithel einer etwas gekrümmten Falte gezeichnet, *E'* Haut der Falte von der Fläche aus gesehen, *albr* Kiemenblattarterie, *apl* Arterie der Kiemenblattfalten, *Kg* Kiemengräte, *Vn* ernährende Vene, *an* ernährende Arterie, *vblr* Kiemenblattvene, *vpl* Vene der Kiemenblattfalten. Vergr. 175-fach. reduziert auf $^4/_5$. (Nach Riess, aus Oppel, 96.)

Fig. 42. Kieme vom Hecht. Längsschnitt durch Kiemenblätter, parallel der Richtung des Kiemenbogens. *Kg* Kiemengräte, *vblr* Kiemenblattvene, *apl* Arterie der Kiemenblattfalten, *madd* Musculus adductor, *C* Kapillarnetz. (Nach Riess, aus Oppel, 96.)

makroskopischen und mikroskopischen Struktur der Kiemen der verschiedenen Fischarten muß auf die Handbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie, vor allem auf die zusammenfassende Darstellung von Oppel (96) verwiesen werden. Hier sei nur kurz auf einige

allgemeine morphologische Eigenschaften dieses Organs hingewiesen, welche für den Gasaustausch von besonderer Bedeutung erscheinen.

Die neueren Untersuchungen über den feineren Bau der Fischkiemen (vgl. OPPEL, 96, p. 22 f.) haben gelehrt, daß das Blut in den Fischkiemenlamellen nicht in eigentlichen Kapillaren fließt, sondern in Räumen, die von dem Stützgewebe selbst gebildet werden und aus eigentümlich geformten Zellen (den sogenannten Pilasterzellen) bestehen. Der Fortfall einer eigenen Kapillarwand bedingt naturgemäß eine bedeutende Einschränkung der für die Atmungsfunktion bedeutungslosen Stützsubstanz; dementsprechend die äußerst reiche Blutversorgung. RIESS (122), der die Kiemen der Knochenfische eingehend untersucht hat, schreibt hierüber (p. 537): „Die Maschen des Kapillarnetzes sind so eng, daß die Kapillaren ebensoviel von der Fläche des Netzes einnehmen, als die Zwischensubstanz. Ich habe das Adernetz der Kiemen mit dem der menschlichen Lunge verglichen und gefunden, daß jenes weit feinmaschiger war. Auf einer Fläche von 0,01 qmm fanden sich etwa 80 Maschen“ (vgl. auch Fig. 41). Und so faßt OPPEL (96, p. 27 f.) die charakteristischen Merkmale der Fischkiemen mit den folgenden Worten zusammen: „Beim Vergleich des Baues dieser Kiemenlamellen mit den respiratorischen Einheiten der Amphibienkiemen und der Lunge aller Lungenatmer ergibt sich folgender Hauptunterschied: In der Fischkiemenlamelle ist der Raum, den das Stützgewebe einnimmt, auf ein Minimum reduziert. Es ist die Fischkiemenlamelle fast bindegewebfrei. Schließlich haben hier die blutführenden Räume (Kapillaren, Lakunen) die Stützfunktion auf sich genommen (Pilasterzellen). Hand in Hand mit diesem Zurücktreten des Bindegewebes geht fördernd der Umstand, daß jede Fischkiemenlamellenkapillare (Lakune) beiderseitig atmet. Es stellt so die Fischkiemenlamelle das am höchsten differenzierte Organ unter den wasseratmenden Organen der Wirbeltiere dar. Im kleinsten Raume ist hier die größte atmende Oberfläche entwickelt.“

Es sind einige Versuche unternommen worden, die absolute Größe der respiratorischen Oberfläche zu bestimmen. MONRO (82) hat sie bei einem großen Rochen zu mehr als 15 Quadratfuß (ca. 1,5 qm) berechnet, LEREBOULLET (70) bei einem *Petromyzon marinus* von etwa 0,08 qm Körperfläche zu 2,2 qm, also dem mehr als $27\frac{1}{2}$-fachen der ersteren. Dieser Wert wäre außerordentlich hoch und stimmt mit den Messungen der gleich zu erwähnenden Autoren gar nicht überein. Eine anscheinend sehr sorgfältige Berechnung der Kiemenfläche hat RIESS (122) bei einem 650 g schweren Hecht durchgeführt. Es ergab sich die Gesamtfläche der sekundären Kiemenfältchen zu 810 qcm, welche Zahl bei Hinzurechnung des vermutlich auch respiratorisch wirksamen glatten Teiles der Kiemenblätter sich auf 925 qcm erhöhen würde. Mit zunehmender Größe des Fisches soll nach RIESS die Zahl der Kiemenblättchen zwar nicht oder wenigstens nicht wesentlich zunehmen, wohl aber ihre Größe und Fältelung in einem solchen Ausmaße, daß die respiratorische Fläche in gleichem Verhältnis wachse wie die Masse des Tieres. Diese Annahme hat jedoch wenig Wahrscheinlichkeit für sich, schon aus dem Grunde, weil nach QUINQUAUD (110) auch bei den Fischen die jüngeren einen sehr viel regeren Gaswechsel besitzen als die älteren.

Nach PÜTTER (109), der eine größere Zahl von Messungen der Kiemenflächen ausgeführt hat, würde die Größe derselben dem Quadrat der Länge des Tieres proportional sein; ist diese Annahme richtig, dann darf man erwarten, daß die Gleichung gilt: $\frac{F^{1/2}}{P^{1/3}} = C$, worin F

die Größe der Kiemenfläche, P das Gewicht des Tieres und C eine für jede Species in einem besonderen Falle durch Messung von F und P zu bestimmende Konstante darstellt, die von Pütter als „Kiemengröße“ bezeichnet wird. Ist diese in einem Falle bestimmt, dann würde sich die Größe der Kiemenfläche für jedes Exemplar der gleichen Art nach der aus der obigen sich ergebenden Formel berechnen lassen: $F = C^2 \cdot P^{2/3}$. Die in vier Fällen durch direkte Messung und durch Berechnung nach dieser Formel gewonnenen Werte stimmten ziemlich überein, wie die folgende Tabelle zeigt:

Länge in mm	Gewicht in g	$C = \frac{F^{1/2}}{P^{1/3}}$ (Kiemengröße)	Kiemenfläche (gemessen) in qcm	Kiemenfläche (ber. für C = 2,2) in qcm	Fehler in Proz.	Kiemenfläche in qcm pro 1 g
95	29	2,28	49	46,4	— 7,38	1,68
134	84	2,28	100	94	— 6,00	1,19
177	149	2,17	140	138	— 1,43	0,94
242	452	2,10	261	290	+ 11,10	0,58

Die Größe der Kiemenfläche würde nach Pütter hier ungefähr jener der Körperoberfläche gleichkommen. Von einer Proportionalität zwischen der Größe der Kiemenfläche und dem Gewicht, wie sie Riess annimmt, kann, wie der letzte Stab der Tabelle zeigt, jedenfalls keine Rede sein; die Kiemenfläche des kleinsten der genannten Exemplare ist vielmehr, auf die Gewichtseinheit bezogen, fast dreimal so groß als die des größten.

Einige andere von Pütter mitgeteilte Messungen sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Name	Gewicht in g	Kiemenfläche in qcm	Kiemenfläche in qcm pro 1 g
Hippocampus	5,5	5,76	1,05
Heliastes	12,2	36,0	2,95
Labrus merula	608	646,0	1,06
Maena vulgaris	19	42,0	2,22
Scyllium	86	158,0	1,86
Carassius auratus	10	16,96	1,70

Wie aus dieser Tabelle hervorgeht, sind die Kiemenflächen bei den einzelnen Arten recht verschieden groß und lassen, untereinander verglichen, keine Beziehung zu der Größe des Tieres erkennen. Im allgemeinen erscheint, auf die Gewichtseinheit bezogen, die respiratorische Oberfläche durchaus nicht besonders umfangreich, denn wir haben unter den Wirbellosen sowohl bei den Crustaceen (vgl. p. 95), wie vor allem bei manchen Mollusken (vgl. p. 81) respiratorische Oberflächen von viel bedeutenderer Größe angetroffen. Doch ist, wie schon Riess mit Recht hervorgehoben hat, die Größe der respiratorischen Oberfläche allein kein ausreichender Maßstab für die Leistungsfähigkeit eines Atmungsorgans; wir werden hierauf im Zusammenhange noch später zurückkommen.

Am Rande der Schlundspalten, an den inneren Kanten der Kiemenbogen, finden sich bei den Teleostiern zapfenartige Wucherungen der Rachenschleimhaut, deren Festigkeit durch kleine Knochenelemente unterstützt wird. Sie setzen ein

siebartiges Gebilde zusammen, das sogenannte Kiemenfilter, dessen Funktion der Hauptsache nach darin bestehen dürfte, die Kiemen vor Verunreinigungen und sonstigen Schädigungen zu schützen (vgl. besonders ZANDER, 144, Bd. 84).

Außer den gewöhnlichen Kiemen finden sich bei vielen Fischen noch akzessorische Kiemenorgane, so die Spritzlochkiemen der Selachier und die Kiemendeckelkiemen zahlreicher Teleostier (Nebenkiemen, Pseudobranchien). Bezüglich ihrer Struktur sei auf OPPEL (96, p. 90f.) verwiesen. Die morphologischen Untersuchungen, so besonders die neueren von MAURER (78) ergeben ihre anatomische Homologie mit den wahren Kiemen. Sie werden als rückgebildete Organe aufgefaßt, und ihre respiratorische Bedeutung wird von den Anatomen auf Grund der Gefäßversorgung bestritten, weil sie mit Blut gespeist werden, welches die Kiemen bereits passiert hat. Demgegenüber bemerkt schon P. BERT (13, p. 236) mit Recht, daß vom physiologischen Standpunkt aus nur die Frage zu Recht besteht, ob durch die Struktur dieser Organe Gelegenheit für einen Gasaustausch gegeben ist. Das sie durchströmende Blut braucht ja keineswegs so mit Sauerstoff gesättigt zu sein, daß eine weitere Arterialisierung nicht noch denkbar wäre. Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung dieser Organe liegen bisher nicht vor. Die der Luftatmung dienenden akzessorischen Branchialorgane sollen weiter unten eine Besprechung erfahren.

Ueber die Kräfte, welche den Gasaustausch in den Kiemen bewirken, liegen bisher keine direkten Untersuchungen vor (s. auch Blutgase).

In früheren Zeiten wurde von verschiedenen Autoren (GIRTANNEC, LACÉPÈDE) die Ansicht ausgesprochen, daß die Kiemen das Wasser zu zersetzen vermögen; doch hatte schon BOYLE (22) gezeigt gehabt, daß das Wasser durch Auspumpen der in ihm gelösten Luft irrespirabel wird. Auch SPALLANZANI (130, p. 142) hat diese Ansicht bereits widerlegt, die übrigens wohl nie weitere Verbreitung gefunden hat, ebensowenig wie der Gedanke von ERMAN (36), daß durch das plötzliche Oeffnen des Maules beim Eindringen des Wassers in den Hohlraum die in ihm gelösten Gase frei würden. Solange wir nicht durch direkte Untersuchungen eines anderen belehrt werden, dürfen wir wohl auch hier die Kräfte der Diffusion als die allein wirksamen ansehen.

GRÉHANT (43) hat gezeigt, daß die Fische, wie dies ja von vornherein zu erwarten war, auch an Oxyhämoglobin gebundenen Sauerstoff aufnehmen können. Von zwei Goldfischen lebte der eine in destilliertem Wasser 13, der andere in der gleichen Wassermenge mit Zusatz von 10 Proz. defibriniertem Hundeblut 21 Stunden; der Sauerstoff wurde aus dem Wasser völlig entnommen, in der Blutlösung sank er von 8,4 auf 0,4 ccm. Von zwei Karpfen lebte der eine in Flußwasser $8^3/_4$ Stunden, der andere in einem gleichen Wasservolumen, das mit 20 Proz. defibriniertem Ochsenblut versetzt war, 28 Stunden; die Lösung war zum Schluß ganz dunkel, das Hämoglobin fast vollständig reduziert. Dieses bei dem so viel größeren O_2-Gehalt der Blutlösung durchaus nicht befremdliche Resultat ist natürlich so zu erklären, daß die Oxyhämoglobinlösung ihren Sauerstoff an das in den Kiemen fließende venöse Blut abgab. Es ist daher nur auf eine völlige Unklarheit der physiologischen Vorstellungen zurückzuführen, wenn KRUKENBERG (67), der das längere Ueberleben verschiedener Fischarten in Blutlösungen selbst bestätigte, gegen GRÉHANTS Versuche polemisiert und den Nachweis zu führen sucht, daß keine „direkte Zersetzung“ des Oxyhämoglobins durch die Kiemen erfolge.

Von großem Interesse ist die Frage nach der Ausnutzung des gelösten Sauerstoffs beim Durchgange des Atemwassers durch die Kiemen, ein Wert, der offenbar den getreuesten Maßstab

für die Leistungsfähigkeit des Atmungsapparates darstellen muß; doch begegnet eine Bestimmung dieser Größe unter natürlichen Verhältnissen großen Schwierigkeiten. WINTERSTEIN (142) hat einige Versuche in der Weise angestellt, daß er durch eine in das Maul der Fische eingebundene Kanüle einen Wasserstrom von bekanntem O_2-Gehalt mit bestimmter Geschwindigkeit hindurchleitete und den O_2-Gehalt des aus den Kiemenspalten austretenden Wassers bestimmte. Doch gelang es nur in wenigen Fällen, die Fische (*Leuciscus*) bei normalem Zustande zu erhalten. Wie zu erwarten war, kann die prozentische Ausnutzung des Sauerstoffs eine sehr verschiedene sein. Wenn, wie dies unter normalen Verhältnissen der Fall sein dürfte, der O_2-Verbrauch von der O_2-Zufuhr innerhalb gewisser Grenzen unabhängig ist, dann muß die Ausnutzung des Sauerstoffs eine um so geringere sein, je größer die O_2-Zufuhr ist, die ihrerseits wieder von dem O_2-Gehalt des Wassers und von seiner Durchflußgeschwindigkeit abhängt. Dieses Verhalten ließ sich tatsächlich in zwei Versuchen vollkommen bestätigen, indem hier die prozentische Ausnutzung des Sauerstoffs der durchgegangenen O_2-Menge, also sowohl dem O_2-Gehalt wie der Strömungsgeschwindigkeit umgekehrt proportional war. Bei abnormem Zustande der Fische traf diese Regel nicht zu. — Bei langsamer Durchflußgeschwindigkeit des Atemwassers konnte in einem Falle beobachtet werden, daß diesem über 68 Proz. des vorhandenen Sauerstoffs bei seinem einmaligen Durchgange durch die Kiemen entnommen wurden. Unter gewöhnlichen Bedingungen schätzt WINTERSTEIN auf Grund seiner Messungen des Atemvolumens der Fische die prozentische Ausnutzung des Sauerstoffs auf etwa 20—30 Proz.; bei rascher Bewegung des Fisches durch das Wasser wird sie auf einen sehr geringen Wert herabsinken können.

REGNARD (114, p. 392 f.) hat behauptet, daß die Fische die auszuatmende Kohlensäure zum Teil in gebundener Form als Karbonate ausscheiden, einen Vorgang, den er als „respiration solide“ bezeichnete. So soll ein Fisch in 24 Stunden bei 10° 840 ccm freie und 30 ccm gebundene Kohlensäure, bei 36° 2664 ccm freie und 880 ccm gebundene Kohlensäure ausgeschieden haben (!). Daß die Abgabe dieser gebundenen Kohlensäure durch die Kiemen erfolge, würde sich aus einem Versuche ergeben, bei welchem ein Aal derartig in ein U-förmiges Rohr gebracht wurde, daß der Kopfteil in das eine und der übrige Körper in ein anderes Gefäß tauchte. Unter diesen Bedingungen ergab sich eine Ausscheidung von 172 ccm gebundener Kohlensäure durch die Kiemen. REGNARD bezeichnet als „freie“ Kohlensäure die beim Erwärmen auspumpbare, und als „gebundene“ die nach Zusatz von Säure frei werdende Kohlensäure. Auf diesem Wege ist aber eine exakte Bestimmung nicht ausführbar, die vielmehr die Untersuchung der „Alkalinität“ des Wassers (vgl. p. 11) zur Voraussetzung hat. Es sei überdies darauf hingewiesen, daß nach den Untersuchungen von FREDERICQ (41) u. a. die Kiemen der Fische für Salze überhaupt nicht durchgängig sind.

3. Hautatmung.

Das Integument der Fische mit seiner dicken, aus vielschichtigen Bindegewebsfasern aufgebauten Lederhaut und seinem Schuppenpanzer ist im allgemeinen wenig zum Atmungsorgan geeignet. Doch sind kaum Untersuchungen angestellt worden, welche über das etwaige Bestehen und den Umfang einer Hautatmung genaueren Aufschluß geben würden. PROVENÇAL und HUMBOLDT (108) brachten Fische so

in einen Behälter, daß der Rumpf sich in einem Gefäß, der durch einen Ring dicht abgeschlossene Kopf sich in einem anderen Gefäß befand und die Atmung beider getrennt untersucht werden konnte. Sie beobachteten, daß tatsächlich eine Hautatung besteht, daß auch der Rumpf Sauerstoff aufnimmt und Kohlensäure abgibt. Quantitative Angaben wurden nicht mitgeteilt. Wenn sich der Rumpf des Fisches in Luft befand statt in Wasser, so ließ sich keine Hautatmung feststellen. Diese spärlichen und wenig verläßlichen Angaben sind alles, was wir über die Hautatmung grobschuppiger Fische wissen.

Etwas besser sind wir über die Hautatmung des Aales orientiert, dessen nur mit äußerst zarten Schuppen bedeckte Haut und dessen Fähigkeit, lange Zeit außerhalb des Wassers zu leben, den Gedanken einer größeren Bedeutung der Hautatmung nahelegen mußte. Zunächst hat Quinquaud (110) ohne Angabe der Methode zwei Versuche über die Hautatmung des Aales mitgeteilt: Ein Aal von 320 g Gewicht nahm 0,34, ein anderer von 350 g Gewicht 0,58 ccm O_2 pro Stunde durch die Haut auf (1,06, bzw. 0,91 ccm p. St. und kg). Vor allem aber hat Krogh (66) bei seiner vergleichenden Untersuchung der Hautatmung verschiedener Wirbeltiere auch die des Aales zum Gegenstand einer Versuchsreihe gemacht:

In den ersten Versuchen befand sich das Tier in einer U-förmigen Röhre, deren Biegung mit Quecksilber gefüllt war. Durch den den Kopf enthaltenden Teil wurde ein Wasserstrom, durch den anderen Abschnitt ein Strom CO_2-freier Luft geleitet, und die von diesem Teil des Körpers durch die Haut ausgeschiedene Kohlensäure in Barytwasser aufgefangen; die Methode gab nur Näherungswerte. Es wurden 12 ccm CO_2 p. kg und St. ausgeschieden, eine nicht unbeträchtliche Menge. In einem zweiten Versuche, in welchem die Kiemenatmung durch Verschluß des Maules und der Kiemenspalten ausgeschaltet war, betrug die CO_2-Ausscheidung durch die Haut 15,2 ccm (bei 12—13°). Eine andere Versuchsreihe wurde in der Weise angestellt, daß der Aal sich in einem abgeschlossenen Gefäß mit Wasser befand, und die Atmung zuerst am normalen Tier und dann nach Verschluß des Maules und der Kiemenspalten untersucht wurde. Nur der O_2-Verbrauch wurde genau bestimmt. Es ergab sich, daß bei niedriger Temperatur (7,5—8°) nach Ausschaltung der Kiemenatmung etwa $^3/_5$ des gesamten O_2-Verbrauches durch die Haut gedeckt werden können. Schon bei 16° aber genügte die Hautatmung, obgleich sie jetzt einen noch höheren Prozentsatz des O_2-Verbrauches bewältigte, nicht mehr zur Erhaltung des Lebens, und die Tiere gingen bei höherer Temperatur sowohl im Wasser wie an der Luft nach Ausschaltung der Kiemenatmung in wenigen Stunden zugrunde. Aus dem beträchtlichen Teile der Atmung, den die Haut gegebenenfalls allein zu vermitteln vermag, schloß Krogh, daß die Hautatmung es ist, welche den Landaufenthalt des Aales in feuchter, nicht zu heißer Luft ermöglicht. Wenn auch, wie wir sehen werden, eine solche Schlußfolgerung in dieser Form nicht ganz zutreffend sein dürfte, so kommt doch die Befähigung zu einer ausgiebigeren Hautatmung zweifellos als ein sehr wesentliches Moment zu den später noch zu erörternden hinzu. — Aus der Berechnung der Oberfläche des Aales ergab sich nach Krogh die O_2-Aufnahme durch die Haut im Maximum zu 1,05 und im Mittel zu 0,74 ccm pro 1 qdm Körperoberfläche und Stunde.

Einige Versuche über die vermutlich gleichfalls recht bedeutungs-

volle Hautatmung des Schlammpeitzgers sollen bei Besprechung der Darmatmung dieses Fisches, die merkwürdigen Flossenfilamente, die bei *Lepsidosiren* während der Brutperiode als Ersatz für den Ausfall der Lungenatmung auftreten, bei Erörterung der letzteren Erwähnung finden.

Auf Grund einer Mitteilung von HICKSON, daß der von ihm auf Celebes beobachtete *Periophthalmus* seinen Schwanz stets im Wasser eingetaucht läßt, auch wenn der übrige Körper außerhalb desselben weilt, hat HADDON (47) einige freilich recht wenig überzeugende Versuche angestellt, welche die respiratorische Bedeutung der durch eine sehr lebhafte Zirkulation ausgezeichneten Schwanzflosse dieses Tieres erweisen sollen. Nach BABÁK (5) würde das gleichfalls durch eine hochausgebildete Blutzirkulation hierzu besonders befähigte lange und flache Schwänzchen der Embryonen von *Acara coeruleopunctata* ein provisorisches Atmungsorgan vor Ausbildung der Kiemen darstellen.

Nach LINK (72) finden sich in der Haut junger Karpfen mitunter grüne Algen; doch hält der Verfasser die Annahme, daß sie für die Sauerstoffversorgung der Fische eine Rolle spielen könnten, nicht für zulässig. Bei der Atmung der Fischeier aber dürfte verschiedentlich die Nachbarschaft grüner Pflanzenteile, die bei der Eiablage bevorzugt werden, von Bedeutung sein (BABÁK, 5).

B. Luftatmung.

1. Mundhöhlenatmung (Notatmung).

Es ist eine bekannte und leicht zu beobachtende Tatsache, daß viele Fische gelegentlich an die Oberfläche des Wassers kommen, um Luft zu schöpfen. Schon SPALLANZANI (130, p. 137) hat an Schleien beobachtet, daß sie einige Zeit nach Verweilen in einem Wassergefäß an die Oberfläche kommen, um Luft zu schnappen, und rascher zugrunde gehen, wenn sie durch einen Schwamm am Emporsteigen gehindert werden. SILVESTRE (128) berichtete, daß man Fische in ausgekochtem Wasser am Leben erhalten kann, wenn man sie an die Oberfläche kommen läßt, während sie ziemlich rasch in gewöhnlichem Wasser zugrunde gehen, wenn ein Netz sie am Boden des Gefäßes zurückhält. Er folgerte aus seinen Versuchen, daß die Fische sowohl atmosphärische wie im Wasser gelöste Luft atmen, und das erstere um so häufiger tun, je weniger Luft im Wasser enthalten ist. In neuerer Zeit hat SAGEMEHL (124) wieder die Aufmerksamkeit auf diese Erscheinung gelenkt. Er gibt an, daß vielen, wahrscheinlich den meisten Fischen die Eigentümlichkeit zukommt, Luft an der Oberfläche des Wassers aufzuschnappen, wenn dieses für die Atmung wenig geeignet ist. Er konnte dies bei vielen Cyprinoiden, beim Hecht, bei *Umbra Crameri*, beim Barsch beobachten und hat an *Alburnus* und *Rhodeus* einige diesbezügliche Versuche angestellt. Er leitete in ein größeres Gefäß mit Wasser, in welchem sich mehrere Exemplare dieser Fische befanden, Kohlensäure ein und sah sie alsbald an die Oberfläche kommen und Luft schnappen. Wenn man einem der Fische das Operculum mit dem Suboperculum schonend entfernte, so konnte man sich überzeugen, daß sich im hinteren dorsalen Winkel der Kiemenhöhle stets eine Luftblase befand. Auch im Darmkanal fand sich Luft, aber nicht so konstant. Wurden die Fische durch ein feines Drahtnetz verhindert, an die Oberfläche zu kommen, so gingen sie sehr bald zugrunde, während sie bei ungehinderter Luftatmung mehrere

Stunden leben konnten. Nach Ansicht des Autors würde der hintere dorsale Teile der Kiemenhöhle bei den meisten Fischen gelegentlich zur Aufnahme von Luft und zur Unterstützung der normalen Atmung dienen und dadurch eine Erklärung für die Ausbildung der besonderen, später zu erörternden Luftatmungsorgane der Labyrinthfische an dieser Stelle gegeben sein.

Nach Boas (17) würde das Luftschnappen mit einer Schlundrespiration von untergeordneter Bedeutung in Zusammenhang stehen. Auch Babák und Dědek (3) sahen verschiedene Fische (*Rhodeus, Alburnus, Phoxinus* u. a.) bei O_2-Mangel Luft schnappen. Insbesondere konnten sie an der Bartgrundel (*Nemachilus barbatula*) bei starkem O_2-Mangel eine lebhafte „Mundventilation" beobachten, bei welcher das Tier sich kontinuierlich an der Oberfläche des Wassers hielt und häufig Luft aufnahm, die entweder durch das Maul oder durch die Kiemenspalten wieder entleert wurde. Nach Babák (4) würde diese Mundventilation gewissermaßen eine Vorstufe der Darmatmung darstellen, die bei einigen, dauernd unter ungünstigen Atmungsbedingungen (im Schlamme) lebenden Arten zur Entwicklung gekommen ist und uns weiter unten näher beschäftigen soll.

Baglioni (7) hat beobachtet, daß Fische, denen man künstlich Luft in die Mundhöhle bringt, hierauf ebenso wie auf das Einbringen anderer Fremdkörper mit einem energischen „Ausspeireflex" reagieren. Dies führte ihn zu der Auffassung, daß das „Luftschnappen", das bis dahin als im Dienste der Atmung stehend betrachtet wurde, in Wahrheit darin bestehe, daß Fischen, welche an die Wasseroberfläche kommen, „zufällig" Luft ins Maul gerate, die sogleich wieder ausgespien würde. Diese Auffassung ist jedoch vollkommen irrig, wie schon aus den vorhin erwähnten Angaben der verschiedenen Autoren und insbesondere aus den Beobachtungen von Winterstein (142) hervorgeht, der an *Leuciscus* einige speziell auf diesen Gegenstand gerichtete Untersuchungen angestellt hat. Er fand, daß diese Fische unter normalen Bedingungen und selbst bei recht niedrigem O_2-Gehalt des Wassers (bis zu ca. 0,7 ccm p. Liter, vgl. p. 133) niemals an die Oberfläche kommen, um Luft zu schnappen, dies aber regelmäßig tun, sobald der O_2-Gehalt des Wassers auf ca. 0,6 ccm p. Liter gesunken ist; auch durch eine bedeutende Steigerung des CO_2-Gehaltes (bis zu einer unter natürlichen Verhältnissen wohl nie anzutreffenden Höhe) ließ sich — wenn auch infolge der lähmenden Wirkung der Kohlensäure minder deutlich — eine solche Luftatmung herbeiführen. Es kann also gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Fische tatsächlich, wenn die gewöhnliche Wasseratmung unzureichend wird, die Aufnahme von Luft zu Hilfe nehmen, eine Tatsache, die angesichts der Beobachtung Baglionis, daß sie unter normalen Bedingungen auf das Eindringen von Luft in die Mundhöhle mit einem Ausspeireflex reagieren, um so bemerkenswerter erscheint.

Gewöhnlich wird angenommen, daß es sich bei diesem Vorgang um eine wirkliche „Luftatmung" handle, d. h. um eine Atmung, bei der das Respirationsorgan statt mit Wasser mit Luft in Berührung gebracht wird. Allein schon Babák (4) hat erwähnt, daß bei den Atembewegungen das die Mundhöhle passierende Wasser mit der aufgenommenen Luft kräftig durchgeschüttelt wird. Nach Winterstein kann man zur Zeit der intensivsten Luftatmung überaus deutlich beobachten, wie der Fisch, der mit dem Kopf schräg nach oben gerichtet

in fast ununterbrochener Berührung mit der Wasseroberfläche bleibt, beim Emporstrecken des Maules oder Mundrandes eine Luftblase aufnimmt, die nun durch die dyspnoischen Atembewegungen mit großer Energie und unaufhörlich in der Mundhöhle hin und her geschoben wird, ohne jemals in die Kiemenhöhle zu gelangen oder sonstwie mit den Kiemen in Berührung zu kommen. Nach einiger Zeit wird die Luftblase dann wieder durch das Maul abgegeben und mit einer neuen das Spiel in der gleichen Weise fortgeführt. Nach Winterstein handelt es sich also in keiner Weise um einen direkten Gasaustausch zwischen atmosphärischer Luft und respirierender Oberfläche, der wegen der sehr geringen Kontaktfläche einer Luftblase für den Gaswechsel wohl auch kaum von nennenswertem Gewinn sein könnte, sondern lediglich um eine „Durchlüftung" des in die Mundhöhle eingeführten O_2-armen oder mit CO_2 überladenen Wassers durch Schütteln desselben mit atmosphärischer Luft. Sagemehls Befund von Luft im hinteren dorsalen Teil der Kiemenhöhle würde nach Winterstein ebenso wie die gelegentliche Abgabe von Luft durch die Kiemenspalten rein zufällig sein und dadurch zustande kommen, daß, wenn der Fisch sich aus irgendwelchem Grunde mit der Luftblase im Maul nach abwärts kehrt, die Luft nach dem höchsten Punkte, eben jenem Teile der Kiemenhöhle aufsteigen muß, wo sich die nicht durch die Kiemenspalten entweichende Partie verfängt. Da also das Luftschnappen der Fische von der gleich zu erörternden echten Luftatmung im Darme der Cobitidinen und anderer Arten und in den Atemhöhlen der Labyrinthfische usw. prinzipiell vollkommen verschieden ist, so hat Winterstein an Stelle des Ausdruckes Luftatmung die Bezeichnung „Notatmung" gewählt, welche zugleich zum Ausdruck bringt, daß es sich um einen abnormen, nur bei unzureichender Durchlüftung des Wassers auftretenden Vorgang handelt, ganz entsprechend der analen Notatmung der Holothurien (vgl. p. 57) und der Libellulidenlarven (vgl. p. 125). Allerdings werden wir sehen, daß von der Notatmung zur regulären Luftatmung verschiedene Uebergänge bestehen.

2. Darmatmung.

Während also bei den meisten Fischen eine Aufnahme von Luft nur im Falle der Not und zum Zwecke der Durchlüftung des Atemwassers stattfindet, besitzen einige Arten die Eigentümlichkeit, die in mehr oder minder regelmäßigen Zwischenräumen an der Oberfläche geschöpfte Luft durch ihren Darmkanal wandern zu lassen, der hier zu einem lebenswichtigen Respirationsorgan umgewandelt ist. Der bekannteste der hierher gehörigen Fische ist der Schlammpeitzger (*Cobitis* oder *Misgurnus fossilis*), über dessen eigenartige Atmungsweise bereits vor 100 Jahren von Erman (36) Untersuchungen angestellt wurden. Er beobachtete, daß dieser Fisch von Zeit zu Zeit an die Oberfläche kommt, um Luft zu schnappen, die durch den After wieder abgegeben wird. 10—15 Minuten lang nach dem Verschlucken der Luft stockt die Kiemenatmung vollständig, dann beginnt sie erst langsam, wird immer schneller, bis der Fisch wieder emporsteigt und von neuem Luft schluckt. In sorgfältig ausgekochtem Wasser, welches mit einer Oelschicht überdeckt war, konnte der Schlammpeitzger wochenlang durch Darmatmung leben, die während dieser Zeit in

stärkerem Ausmaße als normalerweise erfolgte, während keine Kiemenbewegungen zu beobachten waren (?W.). Wurde dagegen durch Ausspannen eines Flors unter der Oeldecke das Aufsteigen zur Oberfläche und so die Darmatmung verhindert, so verfiel das Tier nach lebhafter Unruhe und krampfhaften Kiemenbewegungen in Betäubung und war nach etwa einer Stunde tot, wenn es nicht rechtzeitig an die Luft geholt wurde, an der es sich wieder erholte. In einem abgeschlossenen feuchten Luftraum konnte der Fisch 2—3 Tage am Leben bleiben, während in irrespirablen Gasen der Tod rasch eintrat. Durch Untersuchung der Luft, die in einem über das Wassergefäß gestülpten Zylinder enthalten war, konnte der O_2-Verbrauch aus derselben direkt nachgewiesen werden.

Erman hob auch bereits die anatomische Beschaffenheit des Darms hervor, welche diesen zu seiner respiratorischen Funktion befähigt und durch den Reichtum an Blutgefäßen charkterisiert ist, die er am aufgeschnittenen Tier nach dem Verschlucken von Luft sich röten sah. Diese morphologische Struktur des Darms ist später noch von einer Reihe von Autoren eingehend beschrieben worden, so von Leydig (71), Lorent (74), Jacobs (56) und zuletzt von Calugareanu (27, 1. Mitteil., hier die gesamte Literatur). Das Wesentliche ist, daß der Darm im mittleren und hinteren Abschnitt (der demgemäß als der respiratorische zu betrachten ist) seine Falten und Zotten einbüßt und ein flacheres Epithel erhält, das zu dem reichen Kapillarnetz ganz analoge Beziehungen zeigt, wie sie in der Lunge vorhanden sind, indem die Kapillaren nur mit dünnen, platten Ausläufern der Zellen bedeckt erscheinen. Schon Leydig hat angegeben, daß das mikroskopische Bild nur mit dem der Lunge vergleichbar ist. — Nach Lupu (76) würde eine besondere Schutzvorrichtung vorhanden sein, um die respiratorische Funktion des hinteren Darmabschnittes vor einer Störung durch Nahrungsüberreste zu behüten. Die letzteren werden in einem besonderen, zwischen dem verdauenden und dem respirierenden Darmteil eingeschalteten Abschnitte angesammelt und mit einem Schleimsack umhüllt, in den eingeschlossen sie dann durch die quergestreifte Darmmuskulatur rasch ausgetrieben werden.

Ermans Versuche wurden von Bischof (15) wiederholt, der als erster die vom Darm abgegebene Luft analysierte, indem er sie über Wasser auffing. Er fand meist einen O_2-Gehalt von 9—12 Proz. in ihr. Genaueren Aufschluß über den Anteil des Darms an dem Gaswechsel des Schlammpeitzgers haben die Untersuchungen von Baumert (9) gegeben. Die Darmatmung wurde in ähnlicher Weise untersucht, wie dies schon Bischof getan hatte, indem ein mit Wasser gefüllter Zylinder umgestülpt in den die Fische enthaltenden Behälter getaucht und die in ihm aufsteigenden Gase analysiert wurden. Die so aufgefangene Darmluft ergab in drei Versuchen einen O_2-Gehalt von 10,46, 13,71 und 11,92 Proz. und einen entsprechenden CO_2-Gehalt von 1,77, 0,47 und 0,13 Proz. Um den Einfluß eines längeren Verweilens der Luft im Darm zu untersuchen, wurde bei Fischen das Aufsteigen an die Oberfläche durch Vorlegen eines Netzes unter dem Wasserspiegel verhindert; nach Ablauf von 6 Stunden wurde das Netz entfernt, worauf die Fische zu wiederholten Malen Luft entleerten und schöpften (die Abgabe der Luft würde nach Baumert der Aufnahme derselben vorangehen) und so die im Darm enthaltene Luft ausspülten. Die so gewonnenen Gase zeigten in zwei Versuchen

einen O_2-Gehalt von 8,12 und 7,76 Proz. und einen CO_2-Gehalt von 1,40 und 0,05 Proz. In analoger Weise ergab in einem Versuche, in welchem die Fische zuerst in einem abgeschlossenen Wasservolumen gehalten worden waren und nach 8 Stunden in das zum Auffangen der Gase verwendete Gefäß gebracht wurden, die Untersuchung der in rascher Aufeinanderfolge entleerten Luft einen O_2-Gehalt von 6,29 Proz. und einen CO_2-Gehalt von 2,64 Proz.

Um die etwaigen Veränderungen auszuschalten, welche die abgegebenen Gase durch das Sperrwasser erfahren konnten, wurden noch zwei Versuche in der Weise angestellt, daß ein an einem Faden befestigter Fisch in eine umgekehrt aufgestellte Retorte gebracht wurde, die mit sorgfältig ausgekochtem Wasser gefüllt war. In diesem soll die Kiemenatmung entsprechend den Beobachtungen Ermans völlig aufgehört haben. Der Fisch atmete durch den Hals der Retorte freie Luft, während die aus dem Darm abgegebenen Gase sich im Kopf der Retorte ansammelten. Schon nach $1^1/_4$ Stunde war eine genügende Menge Gas aufgefangen, die nach nochmaligem Auskochen des Wassers untersucht wurde. Die Werte stimmten mit denen der früheren Versuche überein, denn es ergab sich ein O_2-Gehalt von 10,61 bzw. 11,18 Proz. und ein CO_2-Gehalt von 1,16 bzw. 1,18 Proz. Calugareanu (27) bemerkt jedoch mit Recht, daß auch diese Methode keineswegs einwandfrei war, da die beim nachträglichen Auskochen aus dem Wasser gewonnene Kohlensäure ja nicht aus dem Darm stammen mußte, sondern auch durch die Haut oder die Kiemen abgegeben sein konnte; ja unter diesen Bedingungen hätte Baumert sogar einen viel größeren Gehalt an Kohlensäure finden müssen, wenn diese wirklich vollständig aus dem Wasser gewonnen worden wäre. Nach Baumert beträgt also bei normaler Darmatmung der O_2-Gehalt der Darmluft 10—13 Proz., während der CO_2-Gehalt 2 Proz. nicht übersteigen würde. Jedenfalls geht aus seinen Untersuchungen bereits die bemerkenswerte Tatsache hervor, daß die CO_2-Ausscheidung zu bei weitem überwiegendem Teile durch die Kiemen (oder die Haut) erfolgt, während der Sauerstoff im wesentlichen der in den Darm aufgenommenen Luft entnommen wird. Die Angabe Ermans, daß die Darmatmung zur Erhaltung des Lebens ausreiche, bezweifelt Baumert auf Grund der Beobachtung, daß in einer feuchten Atmosphäre gehaltene Fische meist in den ersten 24 Stunden starben.

Bei ihren Untersuchungen über den Gaswechsel der Fische haben Jolyet und Régnard (62, s. auch Regnard, 114, p. 375f.) auch die Atmung des Schlammpeitzgers in den Kreis ihrer Betrachtungen gezogen. Durch den Vergleich der in der üblichen Weise gewonnenen Darmgase mit der nach ihrer Methode untersuchten Gesamtatmung des Tieres kamen sie zu dem Schluß, daß etwa $^1/_3$ des Sauerstoffs durch den Darm und $^2/_3$ durch die Kiemen aufgenommen wurden; die CO_2-Abgabe erfolge fast vollständig durch die letzteren. Der O_2-Gehalt der aus dem Darm abgegebenen Luft wurde größer gefunden als von den früheren Autoren, nämlich zu 15—18 Proz. Wenn sich über dem Wasser statt der Luft eine Wasserstoffatmosphäre befindet, so reicht die Wasseratmung allein zur Erhaltung des Lebens aus; hierbei soll eine Einschränkung der unter diesen Bedingungen ja zwecklosen Darmatmung zu beobachten sein. Auch bei erhöhtem O_2-Druck der Luft (reine O_2-Atmosphäre) ist die Menge des durch den Darm

abgegebenen Gases geringer als in der Norm, weil jetzt eine geringere Menge zur Befriedigung des O_2-Bedürfnisses ausreicht. Kiemen- und Darmatmung würden sich danach für die O_2-Aufnahme wechselseitig vertreten können, die erstere jedoch für die O_2-Abgabe immer notwendig sein. Die Möglichkeit einer Hautatmung wurde von ihnen ebensowenig wie von den früheren Autoren berücksichtigt.

Der Einfluß verschiedener Bedingungen auf die Intensität der Darmatmung, bzw. die Frequenz des Luftschöpfens ist neuerdings von Babák und Dědek (3) untersucht worden. Sie sahen das Luftschöpfen um so früher eintreten, je größer das O_2-Bedürfnis, also je höher die Temperatur und je niedriger der O_2-Gehalt des Wassers war. Bei niedriger Temperatur in gut durchlüftetem Wasser besteht fast gar keine Darmatmung. Befindet sich über dem Wasser reiner Sauerstoff, so ist die durch die Darmatmung bewirkte O_2-Versorgung des Organismus eine so reichliche, daß selbst in ausgekochtem Wasser eine längere Apnoë eintreten kann (s. auch Atmungsmechanik).

Ueber den Chemismus der Darmatmung des Schlammpeitzgers hat — abgesehen von einer kurzen Mitteilung von Lupu (75), nach welcher die Analyse der abgegebenen Darmluft 9,74 Proz. O_2 und 2,22 Proz. CO_2 ergab — in neuerer Zeit Calugareanu (27, 2. Mitteil.) eingehendere Untersuchungen angestellt, in der Absicht, die Versuchsmethodik exakter zu gestalten als seine Vorgänger, was ihm allerdings nur in einigen Punkten gelang. Er bediente sich der Pflügerschen Modifikation des Regnault-Reisetschen Respirationsapparates, der so abgeändert wurde, daß er auch für die Atmung von Wassertieren verwendet werden konnte. Doch war für die Konstanz des O_2-Gehaltes des Wassers nicht immer ausreichend gesorgt. Bei der Untersuchung des Gesamtgaswechsels (durch Kiemen, Haut und Darm) ergab sich eine schon von Baumert beobachtete auffällige Höhe des respiratorischen Quotienten (im Durchschnitt 0,98). Nach Ausschaltung der Darmatmung in der üblichen Weise durch Ausspannen eines Netzes unter der Wasseroberfläche wurde die Darmatmung nicht wesentlich verändert (respiratorischer Quotient 1,02); die Größe des Gaswechsels pro Kilogramm und Stunde war sogar gesteigert, was jedoch sicher auf sekundäre Momente, vor allem die geringere Größe der verwendeten Versuchstiere zurückzuführen war. Zur Ausschaltung der Kiemenatmung wurden — was jedenfalls nicht als völlig exaktes Verfahren bezeichnet werden kann — die Tiere einfach außerhalb des Wassers in einer feuchten Atmosphäre gehalten, in welcher sie bis zu 40 Stunden am Leben bleiben konnten. Der Gaswechsel zeigte auch unter diesen Bedingungen, wenigstens in den ersten 10 Stunden, keine beträchtliche Abweichung von der Norm (respiratorischer Quotient im Mittel 1,08), so daß der Autor zu dem Schlusse kommt, daß die drei Atmungsformen: 1) Kiemen + Haut + Darm, 2) Kiemen + Haut, und 3) Haut + Darm hinsichtlich der Intensität des Gaswechsels einander ersetzen können. Um schließlich die Haut- und Kiemenatmung auszuschalten, wurde das Tier mit Vaselinöl bestrichen oder bis an den Kopf in solches versenkt. Daß die Hautatmung hierdurch nicht völlig ausgeschaltet zu werden braucht, wird von dem Autor selbst zugegeben, jedoch angenommen, daß unter diesen Bedingungen die Atmung zum überwiegenden Teil durch den Darm erfolgen muß. Die Versuche ergaben nun eine Verringerung der O_2-Aufnahme um etwa 10 Proz., während die CO_2-Abgabe um

beinahe 31 Proz. zurückging, der respiratorische Quotient infolgedessen auf 0,81 sank. Die O_2-Aufnahme (die vielleicht noch größer gewesen wäre, wenn die Tiere nicht bei diesen Versuchen ihrer Bewegungsfreiheit beraubt gewesen wären) kann also zum größten Teil durch den Darm bewirkt werden, während dies für die CO_2-Abgabe nur in sehr ungenügendem Maße möglich ist.

Schließlich wurde die Darmluft selbst analysiert, und zwar, um die Fehler der früheren Autoren zu vermeiden, in der Weise, daß die im Darm enthaltene Luft durch vom Kopf nach dem After zu vorschreitendes Ausdrücken unter Quecksilber entleert wurde. Dem Einwand, daß hierbei das Gas zu einer Zeit untersucht werde, in welcher der normale Ausgleich zwischen den Gasen des Blutes und des Darmes noch nicht erfolgt ist, glaubte der Verfasser durch Anstellung einer großen Zahl von Versuchen begegnen zu können; diese Annahme ist jedoch irrig, da der Fehler alle Versuche in mehr oder minder hohem Maße treffen muß, weil unter gewöhnlichen Bedingungen wohl nicht alles im Darm enthaltene Gas auf einmal entleert wird, und daher bei dieser Methode stets Luft gewonnen werden dürfte, welche noch nicht die normalen Veränderungen erfahren hat. Demgemäß dürften die gefundenen O_2-Werte durchweg etwas zu hoch sein. Es ergab sich als Durchschnitt ein O_2-Gehalt von 15,73 Proz. (ein Wert, der zwar mit jenem von Jolyet und Regnard übereinstimmt, aber höher ist als der von den übrigen Autoren gefundene) und ein CO_2-Gehalt von 3,04 Proz., so daß die Luft im Darm also etwa 5 Proz. Sauerstoff verliert und 3 Proz. Kohlensäure gewinnt (die etwas höheren CO_2-Werte dürften der Wahrheit näher kommen als jene der früheren Autoren, bei welchen durch Auffangen der Kohlensäure über Wasser ein Verlust an solcher wohl unvermeidlich war).

Wenn man auch nicht sagen kann, daß die Methodik von Calugareanu wesentlich glücklicher war als die seiner Vorgänger, so hat er doch als erster die Aufmerksamkeit auf die Hautatmung gelenkt, deren Bedeutung hier anscheinend eine recht große ist. Uebereinstimmend haben die Versuche aller Autoren zu dem Ergebnis geführt, daß beim Schlammpeitzger zwar die Aufnahme des Sauerstoffs zum großen Teil durch den Darm erfolgt, daß aber die Ausscheidung der Kohlensäure in bei weitem überwiegendem Maße durch die Wasseratmung (Kiemen- und Hautatmung) bewirkt wird. Diese Verschiedenheit des Anteils der Luft- und Wasseratmung am Gesamtgaswechsel erklärt Calugareanu sehr richtig dadurch, daß einerseits der größere O_2-Gehalt der Luft die Aufnahme des Sauerstoffs im Darm gegenüber jener aus dem O_2-armen Wasser begünstigt, während andererseits die im Darm ausgeschiedene Kohlensäure daselbst eine ihre weitere Abgabe erschwerende Steigerung der CO_2-Tension bedingt, die bei Ausscheidung der im Wasser leicht löslichen Kohlensäure durch die Kiemen und die Haut fortfällt. Wir werden auf diese Verschiedenheit der für die O_2-Aufnahme und die CO_2-Abgabe günstigen Bedingungen, der wir bereits bei den Pflanzen (vgl. p. 36) und bei wirbellosen Tieren (vgl. p. 104) begegnet sind, noch im Zusammenhange zurückkommen.

Die Entstehung der Darmatmung sucht der Autor, ähnlich wie dies auch Babák (s. unten) tut, als eine Anpassungserscheinung des durch einen sehr hohen Gaswechsel ausgezeichneten Tieres an seinen O_2-armen Aufenthaltsort (den Schlamm der Gewässer) zu erklären,

die dazu führte, den Sauerstoff einem an diesem Gas reicheren Medium zu entnehmen.

Außer beim Schlammpeitzger findet sich eine Darmatmung auch beim Steinpeitzger (*Cobitis taenia*), der jedoch nach v. SIEBOLD (zit. nach BAUMERT, 9) in O_2-reichem Wasser (in dem er zu leben pflegt) nur selten, nach BABÁK und DĚDEK (3, 4) überhaupt nur bei O_2-Mangel von ihr Gebrauch macht. *Misgurnus anguillicaudatus* verhält sich nach den letzteren Autoren ebenso wie *Misgurnus fossilis*, während die nur in fließendem Wasser lebende, gleichfalls zu den Cobitidinen gehörige Bartgrundel (*Nemachilus barbatula*) im erwachsenen Zustande bei O_2-Mangel die im vorangehenden Abschnitte beschriebene Mundventilation zeigt und nur in der äußersten Not zur Darmatmung ihre Zuflucht nimmt, die hingegen bei jungen Tieren sehr häufig zu beobachten sein soll.

DOBSON (32) hat bei dem in Indien lebenden *Lepido cephalichthys balgara* eine Abgabe von Luft durch den Anus beobachtet. JOBERT (59, 60) hat bei einer Reihe von Fischen Brasiliens eine Darmatmung festgestellt und näher untersucht. Die von den Eingeborenen als Camboata bezeichnete *Callichthys asper* (59) kommt in regelmäßigen Zwischenräumen an die Oberfläche, um Luft zu schlucken, die durch den After wieder abgegeben wird. In völlig mit Wasser gefüllte Flaschen eingeschlossene Exemplare gingen nach 2½ Stunden, und wenn das Wasser vorher ausgekocht war, schon in 18—25 Minuten zugrunde, während sie in einem offenen Gefäß auch in ausgekochtem und mit Oel überdecktem Wasser noch nach 8 Tagen völlig munter waren. Sie vermögen auch viele Stunden außerhalb des Wassers zu leben. Die Untersuchung der Darmgase ergab eine sehr wechselnde Zusammensetzung, konstant jedoch einen CO_2-Gehalt von 1,5—3,8 Proz. und eine Verminderung des O_2-Gehaltes. Auch bei diesen Fischen zeigt der Darm eine deutliche Anpassung an seine respiratorische Funktion. In einiger Entfernung vom Magen verdünnt sich die Darmwand, Zotten und Drüsen verschwinden, und es tritt ein einschichtiges Pflasterepithel auf, welches das sehr reiche von Arterien und Venen gebildete Kapillarnetz überzieht.

Aehnlich verhalten sich nach JOBERT (60) auch andere Arten der Gattungen *Callichthys* und *Doras*. Bei *Hippostomos* oder *Acarys* wird die aufgenommene Luft bemerkenswerterweise nicht durch den After abgegeben, sondern durch die Mundöffnung oder die Kiemenspalten regurgitiert. Von dem Darm, dessen Länge die des Körpers um das Vielfache (bis 28-fache!) übertreffen soll, ist hier nur ein Teil, nämlich der unmittelbar hinter dem Magen gelegene Abschnitt in ein Respirationsorgan umgewandelt, indem die hier äußerst zarte Wand der Zotten und Drüsen entbehrt und von einem flachen einschichtigen Epithel überdeckt wird, unter dem sich ein reiches Kapillarnetz arteriellen und venösen Ursprungs befindet. Dieser poststomachale Abschnitt fand sich stets mit Gas gefüllt, welches bei seiner Analyse einen CO_2-Gehalt von 1,5—2,8 Proz. aufwies. — Bei dem gleichfalls zu den Panzerwelsen gehörigen *Otocinclus* hat RAUTHER (112) einen Magenblindsack beschrieben, der durch ein respiratorisches Epithel und ein reiches Kapillarnetz mit intercellular verlaufenden Gefäßästchen ausgezeichnet ist und offenbar die Rolle einer Lunge spielt. Auch bei *Plecostomus* dürfte nach ihm der Magen nebenbei auch respiratorische Funktionen zu erfüllen haben.

Nach Volz (139) soll auch bei *Monopterus javanensis* Lac., der in der trockenen Jahreszeit in selbst gegrabenen Löchern einen Sommerschlaf hält, außer dem mit eigenartigen reich vaskularisierten Papillen versehenen Schlundepithel der hintere Darmabschnitt eine respiratorische Funktion besitzen. Der Autor, der ein in einem Gefäß ohne Wasser aufbewahrtes Exemplar nach zwei Tagen noch lebend vorfand, sonst aber keine Beobachtungen anzustellen in der Lage war, folgert dies aus der Aehnlichkeit der Darmstruktur mit jener von *Cobitis*, nämlich der reichen Vaskularisation, dem flachen Epithel und dem Fehlen der Darmzotten, sowie der Rückbildung der Kiemen.

Die Darmatmung ist, wie aus den vorangehenden Ausführungen hervorgeht, eine echte „Luftatmung", bei welcher also die Luft das Medium darstellt, das mit der respiratorischen Oberfläche, hier dem Darm, in direkten Gasaustausch tritt. Wenn sie demgemäß auch ihrem Wesen nach von der früher beschriebenen, als Notatmung dienenden Mundventilation scharf zu scheiden ist, so zeigen doch die verschiedenen Uebergänge, bei welchen die Darmatmung sich nur bei äußerster Not an die Mundventilation anschließt, sowie die Fälle, bei welchen die in einen Teil des Darms aufgenommene Luft auch durch das Maul wieder abgegeben wird, daß zwischen diesen beiden Atmungsformen innige Beziehungen bestehen, und lassen den Gedanken Babáks (4), daß die Darmatmung aus der Mundventilation durch Anpassung an die bei den Schlammbewohnern andauernd schlechten Bedingungen der Wasseratmung hervorgegangen sei, sehr berechtigt erscheinen.

3. Atmung durch besondere Luftatmungsorgane.

a) Akzessorische Branchialorgane.

Seit langem schon sind bei einer Reihe von Knochenfischen eigenartige akzessorische Branchialorgane bekannt, welche mit der Fähigkeit dieser Tiere, lange Zeit außerhalb des Wassers zu leben, in Zusammenhang gebracht wurden. In erster Linie sind hier die Labyrinthfische anzuführen, deren bekanntester, der indische Kletterfisch (*Anabas scandens*), schon bei Aristoteles Erwähnung findet. Cuvier (zit. nach Meyer, 80) berichtet, daß diese Fische 5—6 Stunden weit in trockenen Behältern auf den Markt gebracht werden; Schneider (zit. nach Meyer, 80) sah eine Herde dieser Fische auf dem Trockenen nach dem $1/4$ Stunde weit entfernten nächsten Sumpfe wandern. Die Labyrinthfische sind durch einen eigentümlichen mit der Kiemenhöhle kommunizierenden Labyrinthapparat ausgezeichnet, der in seiner höchsten Ausbildung aus einer Reihe mit sehr reich vaskularisierter Schleimhaut überzogener Knochenlamellen besteht, für deren Feuchterhaltung der von den zahlreichen Becherzellen abgesonderte Schleim sorgen dürfte (Fig. 43, 44 u. 45).

Von der später noch zu erörternden Vertrocknungshypothese ausgehend, nach welcher der Tod der Fische an der Luft durch Vertrocknung der Kiemen und das Ueberleben mancher Fische an der Luft durch besondere Einrichtungen zur Feuchthaltung der Kiemen bedingt sein sollte, hat man früher (Cuvier, Milne-Edwards, 81; P. Bert, 13, p. 264, u. a.) die Bedeutung dieser Apparate darin gesucht, daß sie eine größere Menge Wasser mitzuführen und so die Kiemen lange Zeit hindurch zu befeuchten vermögen. Die Unrichtig-

keit dieser an sich wenig wahrscheinlichen Ansicht ist in neuerer Zeit durch morphologische und physiologische Untersuchungen dargetan worden. Schon HYRTL (43) hatte durch einen Versuch gezeigt, daß auch die blattreichsten Labyrinthe (z. B. bei *Anabas* oder bei *Osphromenus*) kein Wasser zurückzuhalten vermögen. Wenn man durch ein kleines, durch das Os parietale gebohrtes Loch ein Glasröhrchen einführt und durch dieses das Labyrinth mit Wasser füllt, so bleibt das Wasser nur so lange darin, als Maul und Kiemenspalten des Fisches geschlossen sind; lüftet man aber die letzteren nur ein wenig, so fließt das Wasser sogleich aus. In analoger Weise hat später ZOGRAFF (145)

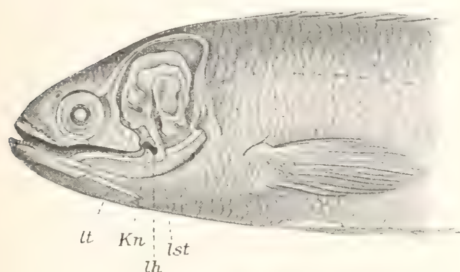


Fig. 43.

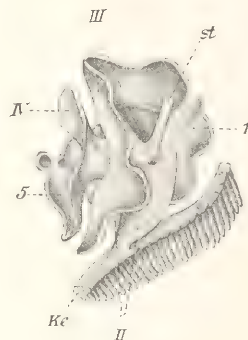


Fig. 44.

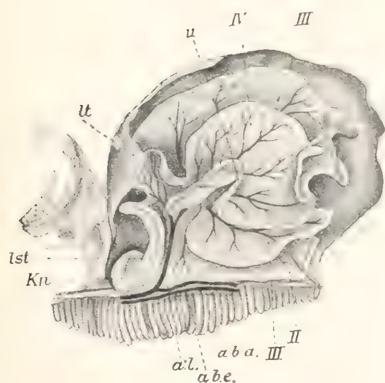


Fig. 45.

Fig. 43. Labyrinth von *Anabas scandens*, von der linken Seite freigelegt, $^2/_3$ der natürl. Größe, nach HENNINGER (48). *lt* Labyrinthtasche; *lh* Labyrinthhöhle; *lst* Labyrinthstamm; *kn* Nebenorgan.

Fig. 44. Profil des linken Labyrinths eines *Anabas scandens* var. *macrocephal.*, 3-fach vergr., nach HENNINGER. *II, III, IV* Grundplatten; *1, 5* Lamellen des Labyrinths; *Ke* Ende des Kiemenbogens; *st* Stilett.

Fig. 45. Labyrinth eines *Anabas scandens* var. *macrocephal.*, in welchem die gröberen zuführenden Labyrinthgefäße eingezeichnet sind, 3-fach vergr., nach HENNINGER. *II, III, IV* Grundplatten; *u* Umbiegungsrand der Platte *IV* zur Bildung der Lamelle *5*; *lt* Labyrinthtasche; *lst* Labyrinthstamm; *Kn* Nebenorgan; *a.l* Arteria labyrinthica; *a.b.e* Art. branchialis efferens; *a.b.a* Art. branchialis afferens.

durch ähnlich geformte Papierblättchen gezeigt, daß der Labyrinthapparat nur winzige Mengen Wasser zu enthalten vermag, und kam auf Grund der anatomischen Struktur desselben zu dem Schluß, daß es sich um ein Luftatmungsorgan handle. Nach GRIGORIAN (45) würde auch die Tasche, in welcher der Labyrinthapparat sich befindet, der Luftatmung dienen, zum Teil sogar ausschließlich, wenn, wie dies bei *Ophiocephalus* der Fall ist, der eigentliche Labyrinthapparat nur schwach entwickelt ist. SCHACHMAGONOW (125) beschrieb die weite

Labyrinthtasche von *Betta pugnax*, deren Füllung und Leerung hauptsächlich durch die wechselnde Gasfüllung des benachbarten Schwimmblasenabschnittes erfolgen sollte. Genauere anatomische Beschreibungen der Labyrinthapparate haben in neuester Zeit MEYER (80) und HENNINGER (48) gegeben, welch letzterer auch zuerst die Gefäßversorgung dieser Organe klargelegt hat. Auf diese Arbeiten möge bezüglich aller morphologischer Einzelheiten verwiesen werden.

Wichtiger als die anatomischen Untersuchungen sind für die Frage nach der Bedeutung dieser Organe die physiologischen Beobachtungen über die Atmung der Labyrinthfische. Von den älteren Angaben sind jene von DAY (30) und von DOBSON (32) zu erwähnen. DAY, bei dem auch die ältere Literatur angeführt ist, stellte bei einer Reihe von Ophiocephaliden Experimente über deren Luftatmung an. Er fand, daß man, wie dies schon frühere Autoren getan hatten, zwischen den reinen Wasseratmern und den Luftatmern oder richtiger „Gemischtatmern" (compound breathers) unterscheiden müsse. Die letzteren gehen, wenn sie durch ein unter der Wasseroberfläche ausgespanntes Netz am Luftatmen verhindert werden, meist innerhalb kurzer Zeit zugrunde, während die ersteren hierdurch nicht beeinflußt werden. Ein Exemplar des luftatmenden *Ophiocephalus punctatus*, bei welchem durch Anlegen einer Bandage die Kiemenatmung ausgeschaltet war, zeigte nach 24-stündigem Aufenthalt in einem offenen Gefäß keinerlei Störung, während er unter den gleichen Bedingungen, am Luftschöpfen gehindert, innerhalb $1^1/_2$ Stunden zugrunde ging. In einer feuchten Atmosphäre vermochten diese Fische mehrere Stunden zu leben. DAYS Versuche wurden durch analoge Experimente von DOBSON ergänzt. Am raschesten sah dieser die Asphyxie infolge Verhinderung der Luftatmung bei *Anabas scandens* eintreten, nämlich schon innerhalb einiger Minuten, bei anderen Arten innerhalb einiger Stunden.

In neuerer Zeit haben MEYER, BABÁK und DĚDEK, und zuletzt HENNINGER Beobachtungen über die Atmung der Labyrinthfische angestellt. MEYER (80) sah Makropoden auch in frischem Wasser alle $1^1/_2$—2 Minuten an die Oberfläche kommen, um Luft zu schöpfen. Wurden sie von der Oberfläche verscheucht, so begannen Kiemendeckelbewegungen, die unter gewöhnlichen Bedingungen gar nicht auftraten. In trübem Wasser, in welchem Goldfische und Schleie innerhalb 2 Stunden zugrunde gingen, konnten die Makropoden mit Hilfe ihrer Luftatmung, die unter diesen Bedingungen häufiger erfolgt als sonst, wochenlang unbeschadet leben. Werden sie durch Auflegen einer Glasplatte auf den bis zum Rande mit Wasser gefüllten Behälter am Luftatmen verhindert, so stoßen sie mit aller Macht dagegen, bis sie betäubt zu Boden sinken. Außerhalb des Wassers können sie, wenn sie ab und zu durch Beträufeln mit Wasser vor der Vertrocknung geschützt werden, stundenlang leben, wobei sie gelegentlich das Maul öffnen und Luft schnappen. Schneidet man den die akzessorische Kiemenhöhle bedeckenden Teil des Kiemendeckels ab, so können sie unter Wasser die erstere nicht mehr mit Luft füllen und liegen nach wenigen Minuten asphyktisch auf der Seite, während sie unter den gleichen Bedingungen an der Luft viele Stunden leben können, ohne (in diesem Falle ja überflüssige) Atembewegungen auszuführen. Ganz analoge Versuche mit völlig übereinstimmendem Resultate führte

MEYER an *Anabas scandens*, *Osphromenus trichopterus*, *Trichogaster fasciatus*, *Ophiocephalus punctatus* und *Betta pugnax* aus.

Auch BABÁK und DĚDEK (3) stellten an Makropoden fest, daß sie bei Verhinderung der Luftatmung in gut durchlüftetem Wasser in dyspnoische Lähmung verfallen, während umgekehrt bei Aufnahme reinen Sauerstoffs in ihre Labyrinthhöhlen auch in ausgekochtem Wasser Apnoë eintreten kann. Prinzipiell gleichartig sind auch die an verschiedenen Labyrinthfischen angestellten Versuche von HENNINGER (48), der gleichfalls die in regelmäßigen Intervallen erfolgende Aufnahme von Luft, die Abhängigkeit der Frequenz derselben von Temperatur und O_2-Gehalt des Wassers, die dyspnoische Lähmung und den früher oder später eintretenden Erstickungstod bei Verhinderung der Luftatmung und das Ueberleben der Fische in ausgekochtem Wasser oder in feuchter Luft beobachtete.

Es zeigen demnach alle diese Versuche übereinstimmend, daß bei den Labyrinthfischen die Luftatmung bereits derart in den Vordergrund getreten ist, daß die Wasseratmung nur mehr eine ganz sekundäre, für das Leben entbehrliche Rolle spielt.

Außer den bereits früher erwähnten, bei den meisten Teleostiern sich findenden Nebenkiemen, welche nur für die Wassatmung in Betracht kommen, sind akzessorische Branchialorgane von mehr oder minder komplizierter Struktur noch bei verschiedenen, meist schlammbewohnenden Arten, bei Clupeiden, Characinen und Siluriden, be-



Fig. 46a.

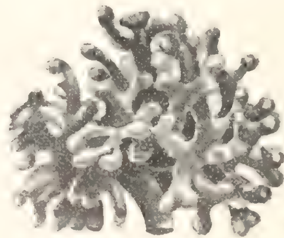


Fig. 46b.

Fig. 46 a. Vierter Kiemenbogen von *Clarias melanoderma* BLEEKER, nach BÖHME (18). Die Kiemenplatten sind zu einer Schleimhaut ausgezogen; in der von dieser gebildeten Höhlung sitzt das Atmungsbäumchen dem Epibranchiale des Kiemenbogens auf.

Fig. 46 b. Das Atmungsbäumchen der Fig. 46 a vergrößert (BÖHME).

schrieben worden (vgl. TAYLOR, 131; HYRTL, 55; JOH. MÜLLER, 89; SAGEMEHL, 124; OPPEL, 96, p. 91 f., 97 f.; BÖHME, 18). Eine gründliche zusammenfassende Darstellung dieser Organe, auf welche bezüglich ihrer anatomischen Struktur und der Literatur verwiesen sei, hat neuerdings RAUTHER (111) gegeben. Ueber ihre Funktion liegen nur wenig Angaben vor, doch stellen wenigstens die bei indischen und ägyptischen Siluriden sich findenden, mit reich vaskularisierter Wandung versehenen, sackförmigen Ausstülpungen der Kiemenhöhle (*Saccobranchus*, *Amphipnous* u. a.), in welche bei manchen Arten noch baumförmige, gleichfalls reich mit Gefäßen versehene Gebilde hineinragen (*Heterobranchus*, *Clarias*, vgl. Fig. 46 u. 47), wohl sicher Luftatmungsorgane dar; denn auch die hierhergehörigen Fische können lange Zeit ohne Wasser leben, das manche Arten freiwillig verlassen.

Saccobranchus sah DOBSON (32) nach Verhinderung der Luftatmung zugrunde gehen, *Amphipnous cuchia*, bei welchem TAYLOR (131) die Aufnahme von Luft in die Luftsäcke direkt beobachtet hat, konnte 5 Tage außerhalb des Wassers am Leben erhalten werden.

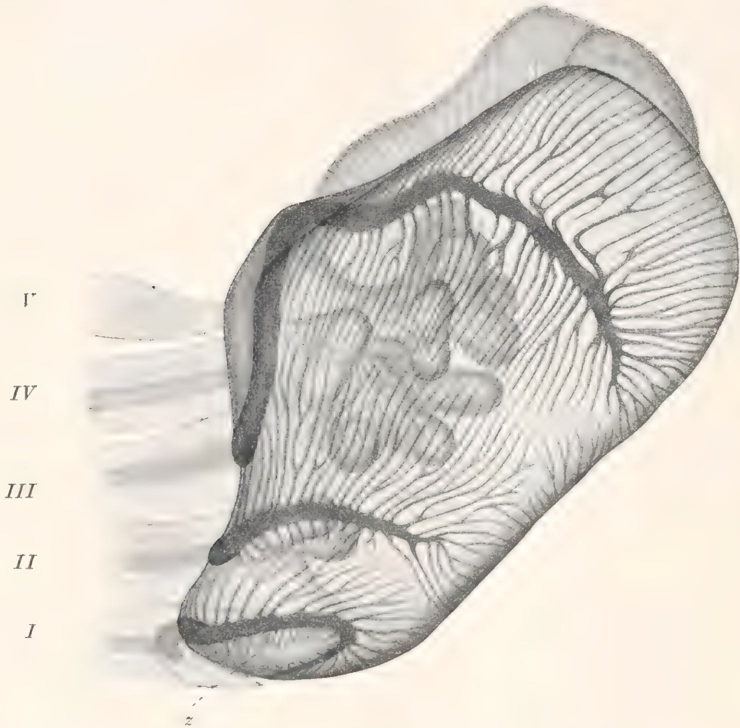


Fig. 47. *Clarias*, Atemhöhle mit den baumförmigen Organen, in toto herauspräpariert und aufgehellt, Ansicht von der Rückenseite her. *I*—*V* Kiemenbogen (nur angedeutet); *z* freie Enden der vom 1. Gefäß versorgten halbfreien Blättchen (nach RAUTHER).

b) Lungen der Dipnoer und der Atmung dienende Schwimmblasen.

Eine besondere Stellung nehmen die Dipnoer ein, welche eine Uebergangsform zwischen Fischen und Amphibien darstellen und außer über Kiemen (zum Teil auch äußere) bekanntlich über wohlausgebildete Lungensäcke verfügen, die von den letzten Aortenbogen mit venösem Blute versorgt werden und in der Kompliziertheit ihrer Struktur und der Größe der durch das Trabekelsystem der Innenwand gebildeten Oberfläche zum Teil sogar den Lungen der Amphibien überlegen sind (Fig. 48). Bezüglich der feineren Anatomie sei auf OPPEL (96, p. 230f.) verwiesen.

Die ganze Struktur der Lungen, die Art der Blutversorgung, bei der zum erstenmal eine Art besonderen Atmungskreislaufes ausgebildet erscheint, lassen wohl keinen Zweifel an der großen respiratorischen Bedeutung dieses Organs, wenn auch direkte Untersuchungen über den Lungengaswechsel bisher nicht vorliegen. Der afrikanische *Protopterus*, der bekannteste der Lungenfische, und der

amerikanische *Lepidosiren* verbringen einen großen Teil ihres Lebens außerhalb des Wassers; wenn in der heißen Jahreszeit die Sumpfwässer, in denen sie leben, austrocknen, bohren sie sich in den Schlamm ein und halten in einer mit Schlamm austapezierten und mit einem Luftgang versehen Höhlung des getrockneten Schlammes einen Sommerschlaf. Aber über die Art der Atmung hierbei ist nichts Näheres bekannt. Nach WIEDERSHEIM (140) würde hierbei eine besondere respiratorische Bedeutung dem breiten Ruderschwanz zukommen, der während des Sommerschlafes den Kopf schleierartig an der Stelle umhüllt, wo die zuführende Luftröhre die Schlammkapsel durchbohrt und nur durch einen dünnen Deckel von dem Fischkörper getrennt ist; denn der Schwanz würde sich durch eine lebhafte Rotfärbung auszeichnen, die sich nach Abnahme der Kapselhülle noch steigert und auf einer außerordentlich starken Blutfüllung beruht. PARKER (99) bezweifelt jedoch die respiratorische Bedeutung dieser Erscheinung.

Bei *Lepidosiren* genügen nach KERR (64) auch in klarem Wasser die verkümmerten Kiemen nicht für die Atmung, sondern die Tiere kommen in größeren oder geringeren Zwischenräumen an die Oberfläche, um Luft aufzunehmen. Doch können sie im Freien anscheinend stundenlang unter Wasser bleiben, während sie in der Gefangenschaft in Intervallen von mehreren Minuten Luft schöpfen, wie dies schon von MC DONNEL (79) beobachtet worden war. Bei den jungen Tieren beginnt die Luftatmung im Alter von einem Monat, zu einer Zeit, in welcher die äußeren Kiemen noch voll entwickelt sind; mit 6 Wochen sind diese fast völlig zurückgebildet, und die Luftatmung (mit deren Beginn auch die Lungen mit Luft gefüllt gefunden werden) ist so weit ausgebildet, daß die Tiere unbeschadet in fauligem Wasser zu leben vermögen. Sehr interessant ist die Beobachtung von KERR, daß während der Brutzeit sich an den Hinterflossen des Männchens aus sonst unansehnlichen Papillen gefäßreiche Büschel ausbilden, die nach Ablauf der Brutzeit wieder atrophieren (Fig. 49). Es handelt sich augenscheinlich um akzessorische Atmungsorgane, welche vikariierend für die Luftatmung während der Zeit eintreten, während welcher das Männchen, das die Brutpflege besorgt, an das tief unter Wasser befindliche Nest gefesselt ist. Tatsächlich beobachtete AGAR (1), der diese eigenartigen Hautkiemen näher untersucht hat, daß die Männchen bis zur Beendigung des Larvenlebens der Jungen das Nest nicht verlassen. Bei *Protopterus*, der nahe der Oberfläche brütet, bilden sich keine derartigen akzessorischen Atmungsorgane aus (BUDGETT, 25).



Fig. 48. Stück aus der Mitte einer *Protopterus*-Lunge, von der Dorsalseite aufgeschnitten, nach SPENCER.

Anscheinend einen Uebergang zu den Lungen der Dipnoer bilden in funktioneller Beziehung die durch ihren zelligen Bau und großen Gefäßreichtum ausgezeichneten Schwimmblasen eine Reihe von Fischen. (Die einschlägigen Literaturangaben hat DE BEAUFORT (10) in seiner umfangreichen Arbeit über die Struktur der Schwimmblase zusammengestellt.) Hier wäre zunächst der *Gymnarchus niloticus* zu erwähnen, dessen Schwimmblase von HYRTL (54) genauer untersucht wurde. Da sie ihr Blut von Kiemenvenen erhält, so würde nach HYRTL die Lungenfunktion der Schwimmblase nur dann in Betracht kommen, wenn das Tier sich außerhalb des Wassers befindet. Tatsächlich scheint er die heiße Jahreszeit ähnlich wie die Dipnoer in ausgetrockneten Schlammlöchern zu verbringen (vgl. DUVERNOY, 34). Doch kommen nach BUDGETT (zit. nach DE BEAUFORT) die *Gymnarchus*-Larven auch



Fig. 49. Gefäßfäden an den Flossen von *Lepidosiren* (nach AGAR, 1).

im Wasser an die Oberfläche, um Luft zu schnappen, und ersticken, wenn man sie daran verhindert. Auch einen *Polypterus* sah BUDGETT (24) in freiem Wasser zugrunde gehen, nachdem er am Emporsteigen zur Oberfläche verhindert wurde, während ein anderes Exemplar in feuchter Luft unbeschadet 24 Stunden am Leben blieb.

Genauere Untersuchungen über einige brasilianische Fische mit zelligen Schwimmblasen hat JOBERT (60) angestellt: *Erythrinus brasiliensis, Erythrinus taeniatus* und *Sudis gigas* kommen an die Oberfläche, um Luft zu schöpfen, die sie durch die Kiemenspalten wieder regurgitieren. Bei den beiden ersten Arten besteht die Schwimmblase aus zwei Abteilungen; der vordere Abschnitt der hinteren Abteilung ist nach JOBERT ganz rot und von Blut geschwellt, das ihm teils durch Arterien, teils durch Venen des Darmes zugeführt werden soll. Nach Unterbindung des Luftganges zeigt der Fisch Unruhe, atmet nicht mehr aus und geht bald zugrunde. Die abgegebene Luft zeigte einen CO_2-Gehalt von 1,3—2,4 Proz. Auf Grund dieser Beobachtungen

hält JOBERT es für unzweifelhaft, daß die Schwimmblase hier die Rolle einer Lunge spielt. Die Schwimmblase des *Sudis gigas* (Piraracu der Eingeborenen), der sich durch seine große Widerständsfähigkeit gegen Landaufenthalt auszeichnet, besitzt die Form eines Sackes, der sich fast ohne Verengerung vom Oesophagus bis in die Gegend des Anus erstreckt und in seinem oberen Teile in ein rotbraunes, schwammiges Gewebe von dem Aussehen der Vogellunge verwandelt ist, das vom Darm mit venösem Blute versorgt wird. Auch hier würde es sich um ein Luftatmungsorgan handeln, doch konnte JOBERT keine direkten Versuche anstellen.

Auch die Schwimmblasen der Ganoiden *Lepidosteus* und *Amia*, welche durch ihr Trabekelsystem in ihrem Bau eine große Aehnlichkeit mit der Lunge der Dipnoer gewinnen, und auch wie diese durch einen eigenen Kehlkopf nach außen abgeschlossen sind, dienen zweifellos als Respirationsorgane, in welchen das nach Passieren des Kiemenkreislaufs zuströmende Blut durch die per os aufgenommene atmosphärische Luft weiter arterialisiert wird (WIEDERSHEIM, 141). Tatsächlich kommen, wie zuerst POEY (zit. nach MARK) an *Lepidosteus* und WILDER (zit. nach MARK) an *Amia* beobachtet haben, beide Arten von Zeit zu Zeit an die Oberfläche, um Luft zu schöpfen. Ueber die Atmung von *Lepidosteus* hat MARK (77) eingehendere Untersuchungen angestellt. Auch er beobachtete, daß die Fische (im Mittel alle 1—2 Minuten) an die Oberfläche kommen und Luft aufnehmen, die durch die Kiemenspalten, zum Teil auch durch das Maul, wieder abgegeben wird. Um über die Veränderungen der Atmungsluft Aufschluß zu erhalten, brachte MARK in zwei Versuchen über das den Fisch enthaltende Wassergefäß eine umgestülpte Schale, unter die etwas CO_2-freie Luft gebracht wurde, die nun dem Tier zur Atmung diente. Nach $3^1/_2$-stündiger Dauer des Versuches wies die zurückgebliebene Luft einen O_2-Gehalt von 14,5 Proz. im ersten, und von 9,4—10 Proz. im zweiten Versuche auf, während nur 1,04 Proz. CO_2 im ersten und überhaupt keine CO_2 im zweiten Fall abgegeben wurde. In einem dritten Versuche, in welchem die aus der freien Atmosphäre geschöpfte Luft bei ihrer Abgabe in einem Trichter aufgefangen wurde, ergab sich ein Verlust von 12,4 Proz. O_2 und nur ein Zuwachs von 1,7 Proz. CO_2. Die geringe CO_2-Abgabe bei der Luftatmung wurde auch noch dadurch sichergestellt, daß in einem Versuche über den Fischbehälter ein kontinuierlicher Strom CO_2-freier Luft geleitet wurde, die dann ein mit Barytwasser gefülltes Gefäß passierte. Auch nach 6 Stunden war keine merkliche Trübung eingetreten. Während also $^1/_3$—$^1/_2$ des vorhandenen Sauerstoffs in der Schwimmblase aufgenommen wird, wird die Kohlensäure offenbar fast zur Gänze durch die Kiemen (und die Haut?) ausgeschieden, in ganz analoger Weise wie wir dies auch bei der Darmatmung von *Cobitis* gesehen haben (vgl. p. 145f.). Auch GAGE (42) hat einen Versuch über den Anteil der Luft- und der Wasseratmung bei diesem Tier mitgeteilt. Danach wurden von einem Exemplar, das eine bestimmte Zeit in einem zum Teil mit Wasser gefüllten abgeschlossenen Gefäß gehalten wurde, 65 ccm Sauerstoff aus der Luft und 10 ccm Sauerstoff aus dem (durch eine Oelschicht von der Luft getrennten) Wasser entnommen und 22 ccm Kohlensäure an die Luft und vermutlich etwa 53 ccm Kohlensäure an das Wasser abgegeben. Der wohl wenig exakte Versuch zeigt jedenfalls auch, daß der Sauerstoff hauptsächlich aus der Luft entnommen, die Kohlensäure vorwiegend an das Wasser abgegeben wird (vgl. allgemeinen Teil).

4. Verhalten der Fische ohne Luftatmungsorgane außerhalb des Wassers.

Die überwiegende Mehrzahl der Fische geht, wenn sie ihrem normalen respiratorischen Medium, dem Wasser, entnommen wird, in relativ sehr kurzer Zeit, oft schon nach wenigen Minuten, zugrunde. Diese Erscheinung ist auf den ersten Augenblick befremdlich, wenn man bedenkt, wie sehr viel größer der O_2-Gehalt der Luft gegenüber dem des Wassers ist. Als Erklärung für den raschen Tod der Fische an der Luft wird seit alten Zeiten die Vertrocknung der Kiemen angeführt, eine Erklärung, die auch heute noch vielfach gegeben wird, trotzdem ihre Sinnlosigkeit in vielen Fällen auf der Hand liegt. Kann man doch empfindliche Fische bereits zu einer Zeit sterben sehen, wo die ganze Haut noch naß ist, von einer Vertrocknung der so geschützt liegenden Kiemen also gar keine Rede sein kann. W. Edwards (35, p. 113 f.), gleichfalls ein Anhänger dieser Vertrocknungslehre, hat selbst bereits ein Experiment ausgeführt, das diese Ansicht schlagend widerlegt; er beobachtete nämlich, daß Fische deren Kiemendeckel man aufhebt, infolge des besseren Luftzutrittes länger leben bleiben, obgleich hierdurch die Vertrocknung doch offenbar begünstigt werden muß.

Mehr der Kuriosität halber sei erwähnt, daß v. Fleischl (39) seine Theorie von der Wirkung des Herzstoßes auf das Freiwerden der Blutgase auch zur Erklärung des schnellen Todes der Fische an der Luft herbeiziehen wollte, indem bei Fischen durch das Vorhandensein eines Bulbus arteriosus die Wirkung des Herzstoßes aufgehoben und dadurch die Abgabe der Kohlensäure an die Luft verhindert würde (!).

Schon Flourens (40) hat die richtige Erklärung des Todes der Fische an der Luft gegeben, durch den Hinweis auf die Verringerung der atmenden Oberfläche. In der Tat braucht man nur einen Fisch mit freigelegten Kiemen aus dem Wasser herauszuheben, um sich davon zu überzeugen, wie alle die zahlreichen Kiemenblättchen und -fältchen, die frei im Wasser flottierend eine so ansehnliche respiratorische Oberfläche repräsentieren, an der Luft zu einem Haufen zusammenkleben, der eine Fläche von nur wenigen Quadratzentimetern darbietet, so daß der Eintritt der Erstickung sehr verständlich wird. Flourens erwähnte auch bereits, daß man sich nach Abtragung der Kiemendeckel leicht durch den Augenschein davon überzeugen kann, daß die Kiemen an der Luft rasch immer dunkler werden, daß eine künstliche Ausbreitung der Kiemenblättchen wieder eine gewisse Rötung hervorruft und daß die Kiemen rasch ihre rote Farbe wiedergewinnen, wenn man sie unter Wasser taucht.

Wenn nun der rasche Tod der Fische an der Luft durch die Verringerung der atmenden Oberfläche seine einfache Erklärung findet, so bleibt doch die Frage bestehen, warum manche Fischarten die Fähigkeit besitzen, sehr viel länger als andere den Aufenthalt an der Luft zu ertragen. Für die mit besonderen Einrichtungen zur Luftatmung versehenen Fische (Darmatmer, Labyrinthfische, Dipnoer etc.) ist die Beantwortung dieser Frage ohne weiteres gegeben, nicht aber für solche Fische, welchen alle derartigen Einrichtungen abgehen. Und doch ist die Zahl der Fische, die, anscheinend ohne besondere Luftatmungsorgane, gelegentlich während der Ebbe im Schlamm oder

zwischen den Klippen zurückbleiben, oder gar wie der Schlammspringer (*Periophthalmus koelreuteri*) freiwillig Landwanderungen unternehmen, gar nicht so gering. Angaben hierüber haben SIMROTH (129) und neuerdings RAUTHER (111) zusammengestellt. Und auch die Fische, die normalerweise niemals das Wasser verlassen, zeigen an die Luft gebracht ganz außerordentliche Verschiedenheiten in ihrem Verhalten und ihrer Lebensdauer. NOÉ (92) kam auf Grund der Beobachtung einer großen Zahl von Seefischen zu der Schlußfolgerung, daß eine Fischart der Asphyxie an der Luft um so länger widersteht, je seßhafter sie ist. Die durch den Autor versuchte Zurückführung dieser Beobachtung auf den angeblich größeren (!) O_2-Verbrauch der seßhaften Arten erscheint vollkommen sinnlos. Die Tatsache der größeren Widerstandsfähigkeit der seßhaften Arten aber ist auch von BAGLIONI (7, p. 263) bestätigt worden, der die Erklärung hierfür in der verschiedenen Art und Weise sucht, in welcher die Fische auf den Landaufenthalt reagieren: die seßhaften Grundformen verharren ruhig in ihrer normalen Bauchlage, die sie infolge ihrer abgeplatteten Gestalt auch am Lande beibehalten können, während die frei schwimmenden Fische, die zur Annahme der abnormen Seitenlage genötigt sind, überaus heftige Bewegungen ausführen, die eine rasche Erstickung veranlassen. — Auch POLIMANTI (104), der neuerdings zahlreiche Untersuchungen über die Dauer des Ueberlebens verschiedener Fischarten angestellt und die hierbei in Betracht kommenden Faktoren erörtert hat, fand die größere Resistenz der Grundfische bestätigt, suchte sie jedoch wieder (im Anschluß an NOÉ) in ganz unklarer Weise auf eine O_2-Speicherung in den größeren Tiefen zurückzuführen, die er, offenbar in der üblichen Verwechslung von Gasdruck und hydrostatischem Druck, mit dem letzteren in Zusammenhang bringt.

Unter den Süßwasserfischen ist der Karpfen und vor allem der Aal durch seine besondere Langlebigkeit außer Wasser ausgezeichnet; RUSCONI (123) gibt an, daß ein bei 6—7° R im Trockenen gehaltener Aal nach 8 Tagen noch völlig munter war. Vom Standpunkt der Vertrocknungshypothese hat man versucht, dieses lange Ueberleben durch die Enge der Kiemenspalten und die sackförmige Gestalt der Kiemenhöhlen zu erklären, in denen das Wasser sich längere Zeit halten sollte[1]). Aber P. BERT (11, 13, p. 255) zeigte, daß die Kiemenhöhlen des Aales beim Aufenthalt an der Luft kein Wasser enthalten, und daß ein Aal nach Abtragung der Kiemensäcke ungefähr ebenso lange lebt wie ein normaler; überdies wies er darauf hin, daß auch sonst keineswegs immer diejenigen Fische am längsten leben, welche die engsten Kiemenspalten haben. Daß der Kiemenatmung beim Aufenthalt an der Luft überhaupt keine sehr bedeutende Rolle zukommen dürfte, dafür spricht ein Versuch von KROGH (66), in welchem er bei einem Aal in das Maul und in die Kiemenspalten Kanülen einband, und das eine Mal einen Wasserstrom, das andere Mal einen Luftstrom durch die Kiemenhöhle leitete und gleichzeitig die CO_2-Ausscheidung durch die Haut bestimmte. Es wurden im ersteren Falle 7,1, im zweiten Falle 7,7 ccm CO_2 pro kg und Stunde durch die Haut ausge-

1) Analoge Annahmen sind auch für verschiedene andere Fische gemacht worden. So hat neuerdings ZANDER (144, Bd. 84) die Fähigkeit von *Plecostomus*, Landwanderungen zu unternehmen, mit dem engen zur Zurückhaltung von Wasser besonders geeigneten Kiemenfilter in Zusammenhang gebracht.

schieden, und durch die Kiemen bei Luftdurchleitung nur 0,7 ccm pro kg und Stunde; allerdings waren die Versuchsbedingungen hierbei wohl sehr abnorm und überdies der ganze Gaswechsel durch tiefe Narkose sehr stark herabgesetzt. Nach Krogh wäre es, wie schon erwähnt (vgl. p. 141), die sehr umfangreiche Hautatmung, welche dem Aal das Leben auf dem Trockenen ermöglicht. Auch der Schwimmblase, besonders dem Luftgang, ist, wie wir noch sehen werden, allerdings nur auf Grund anatomischer Betrachtungen von Pauly (101) und Jacobs (56) eine besondere Bedeutung für das Landleben des Aales zugeschrieben worden.

Gegenüber all diesen Versuchen, das lange Ueberleben gewisser Fischarten außerhalb des Wassers durch irgendwelche äußere Momente zu erklären, ist zu bemerken, daß schon Poluta (105) angegeben hat, daß dieses Ueberleben der Hauptsache nach nicht durch irgendeine besondere Struktur der Atmungsorgane, sondern durch die Lebensfähigkeit der Gewebe selbst bedingt werde, die ihrerseits wieder in umgekehrtem Verhältnis zu der Größe des O_2-Bedarfs stehe. So lebt nach ihm ein Stör mehrere Stunden außerhalb des Wassers, ein Hecht nicht ganz so lange, ein Hering nur 1 Minute; ganz analog aber verhält sich die Dauer des Lebens, wenn man die Fische dekapitiert oder wenn man sie in nicht erneuertem Wasser beläßt. Eine Verschiedenheit der anatomischen Struktur würde nur in sekundärer Weise die Dauer des Ueberlebens beeinflussen, indem vornehmlich alle jene Momente, welche eine möglichste Entfaltung der Kiemen begünstigen, auf eine Verlängerung des Lebens hinwirken. Solche Momente würden dargestellt von der zylindrischen Form der Fische, welche ihnen eine Bauchlage ermöglicht, gegenüber der Seitenlage der Fische von seitlich abgeplatteter Form, bei welcher die Kiemen nur auf der gegenüberliegenden Seite funktionsfähig bleiben (vgl. diesbezüglich auch die oben erörterte Beziehung zur Seßhaftigkeit), und die Fähigkeit, eine gewisse Menge Wasser in den Kiemenhöhlen zurückzuhalten und so das Zusammenkleben der Kiemenlamellen zu verhindern.

Zu fast identischen Schlußfolgerungen gelangte anscheinend unabhängig von Poluta später P. Bert (11 und 13, p. 255). Er fand in völlig analoger Weise, daß die Aale und Karpfen auch in O_2-freiem Wasser viel länger leben als andere Fische, daß, auch wenn man ihnen den Kopf abschneidet, der Rumpf länger am Leben bleibt, als dies bei anderen Arten der Fall ist, und daß daher die Ursache für das lange Ueberleben dieser Fische außerhalb des Wassers im wesentlichen nicht in besonderen Einrichtungen des Atemapparates, sondern in den Geweben selbst zu suchen ist, welche sich durch eine besondere, vielleicht durch einen geringeren O_2-Bedarf bedingte Widerstandsfähigkeit gegen Asphyxie auszeichnen. Wenn aber auch das primäre und dominierende Moment in den Geweben selbst gelegen sei, so würden sich doch die übrigen Eigenschaften des Körpers dieser Eigentümlichkeit der Gewebe angepaßt haben (z. B. beim Aal durch die Enge der Kiemenspalten und die für die Hautatmung besonders geeignete Beschaffenheit des Integuments und die eine Vergrößerung der Oberfläche bewirkende langgestreckte Körperform) und so alle Faktoren zusammen einen längeren Aufenthalt dieser Fische am Trockenen ermöglichen.

C. Die Gase der Schwimmblase.

Ueber die Funktion der Schwimmblase sind in früheren Zeiten die widersprechendsten Ansichten geäußert worden. Erst seit den ausgezeichneten Untersuchungen MOREAUS wissen wir mit Bestimmtheit, daß die Schwimmblase der Hauptsache nach ein hydrostatisches Organ darstellt. Die Funktionen der Schwimmblase werden demgemäß im wesentlichen in der Bewegungslehre (vgl. Bd. 3, 1. Hälfte, p. 167 f.) und der Lehre vom statischen Sinn abgehandelt (vgl. Bd. 4); hier hat die Physiologie der Schwimmblase uns nur insoweit zu beschäftigen, als sie zu den Erscheinungen des Gaswechsels in Beziehung steht, sei es direkt, indem sie unter besonderen Bedingungen bei der O_2-Versorgung des Organismus eine Rolle zu spielen vermag, sei es vor allem indirekt, indem ihr Studium durch die merkwürdige Erscheinung der Gassekretion, die hier mit ungewöhnlicher Prägnanz hervortritt, für die allgemeine Physiologie des Gaswechsels großes Interesse gewinnt. Bezüglich der anatomischen Literatur sei auf OPPEL (96, p. 104 ff.) verwiesen.

1. Der Gasgehalt der Schwimmblase und seine Abhängigkeit von mechanischen und nervösen Einflüssen.

Merkwürdigerweise ist die Erkenntnis, daß die Gase der Schwimmblase im allgemeinen nicht von außen aufgenommen sein können, sehr alt. Schon im Jahre 1667 suchte NEEDHAM (91) darzutun, daß die Schwimmblasenluft auch bei den mit einem Luftgang versehenen Fischen nicht von außen stamme, sondern das Produkt einer Sekretion darstelle. Was den letzteren Ausdruck anlangt, so ist allerdings bei dieser, wie bei den Arbeiten der älteren Autoren überhaupt, zu berücksichtigen, daß die Kenntnis der Gasdiffusion bis in das 19. Jahrhundert eine sehr unzureichende war, so daß die Bezeichnung „Sekretion" vielfach gleichbedeutend mit Diffusion verwendet wurde und keineswegs immer in dem modernen Sinne einer durch die Lebenstätigkeit von Zellen geleisteten chemischen Arbeit.

Die ersten Untersuchungen[1]) über den Gasgehalt der Schwimmblase wurde von PRIESTLEY und FOURCROY (zit. nach DELAROCHE, 31) ausgeführt; sie fanden — natürlich mit unzureichender Methodik — nur reinen Stickstoff und in späteren Untersuchungen eine geringe Beimengung von Kohlensäure. Dagegen fand BRODBELT (23) im Jahre 1797 in der Schwimmblase des Schwertfisches reinen Sauerstoff (richtiger wohl einen sehr hohen O_2-Gehalt). BIOT (14) war der erste, der (im Jahre 1807) genauere Analysen der Schwimmblasengase ausführte, die zu sehr bemerkenswerten Ergebnissen führten. Der O_2-Gehalt der Schwimmblase der von ihm untersuchten Fische des Mittelmeeres schwankte zwischen 0 und 87 Proz. Er stand in deutlicher Beziehung zu der Tiefe, aus der die Fische stammten. Der größte O_2-Gehalt wurde bei der stets in großen Tiefen lebenden Oriola (*Trigla lyra*) gefunden. Es ist hervorzuheben, daß BIOT diesen Fisch selbst nie zu Gesicht bekam, sondern bloß Schwimmblasen unter-

1) Von den älteren Untersuchungen sind nur jene besprochen, welche für die Entwicklung unserer Kenntnisse von größerer Bedeutung waren. Eine erschöpfende Darstellung der älteren Literatur hat neuerdings Frl. POPTA (106) gegeben. [Zahlreiche Literaturangaben auch bei JAEGER (57) une GUYÉNOT (46).]

suchte, die erst zwei Tage nach ihrer Entnahme aus dem Fisch in seine Hände gelangten. Trotzdem ergab sich hier der O_2-Gehalt zu 87 Proz. Schon diese Beobachtung beweist die später noch genauer zu erörternde Tatsache, daß die Schwimmblasenwand in der Richtung von innen nach außen für den Sauerstoff nur in sehr geringem Maße durchgängig sein kann. Der CO_2-Gehalt wurde stets sehr gering gefunden. Da Untersuchungen des Wassers ergaben, daß der O_2-Gehalt desselben in der Tiefe nicht größer ist als an der Oberfläche, so zog Biot aus seinen Untersuchungen den einwandfreien Schluß, daß es sich nicht um eine einfache Absorption des Sauerstoffs handeln könne, sondern nur um eine Sekretion durch besondere Gefäße der Schwimmblase.

Nach Biot wurden am Anfang des vorigen Jahrhunderts noch Untersuchungen der Schwimmblasengase besonders von Erman (36), Provençal und Humboldt (108), Delaroche (31) und Configliachi (29) ausgeführt. Die sehr umfangreichen Untersuchungen der beiden letzten Autoren haben die Angaben Biots in wertvoller Weise bestätigt und ergänzt: Delaroche sah den O_2-Gehalt der Schwimmblase zwischen 0,5 und 91,9 Proz. schwanken (der höchste Wert wurde gefunden bei *Trigla cucullus*, die 5 von dieser Art untersuchten Schwimmblasen zeigten einen O_2-Gehalt von 84,0—91,9 Proz.). Eine Beziehung zu der Tiefe war deutlich gegeben: Für die bei weniger als 30 Faden Tiefe gefangenen Fische ergab sich ein mittlerer O_2-Gehalt von 27,3 Proz., für die in größerer Tiefe gefangenen dagegen ein solcher von 70,7 Proz. Die mehrfach beobachteten Ausnahmen von dieser Regel konnten nach Ansicht des Autors zum Teil auf falschen Angaben der Fischer, zum Teil auf dem Platzen der Schwimmblase beim Aufholen aus der Tiefe beruhen. Auch bei ein und derselben Art war der Einfluß der Tiefe deutlich erkennbar: die bei weniger als 30 Faden Tiefe gefangenen Individuen verschiedener Fischarten wiesen einen mittleren O_2-Gehalt von 29,5 Proz., die in größerer Tiefe gefangenen Exemplare der gleichen Arten dagegen einen O_2-Gehalt von 63,3 Proz. auf. Doch erkannte der Autor bereits, daß außer der Tiefe auch noch andere ihrer Natur nach nicht näher bekannte Faktoren den O_2-Gehalt der Schwimmblase beeinflussen.

Configliachi, der bei einer sehr großen Zahl von Süß- und Salzwasserfischen den Gasgehalt der Schwimmblase untersuchte, kam zu im wesentlichen übereinstimmenden Ergebnissen. Meist war nur Sauerstoff und Stickstoff, nur selten eine merkliche Menge von Kohlensäure in der Schwimmblase feststellbar. Der O_2-Gehalt schwankte von kaum nachweisbaren Spuren bis zu hohen Prozenten (0,01 bis 83 Proz.); meist war er geringer als 21 Proz., welcher Wert bei Süßwasserfischen niemals überschritten wurde. Von den verschiedenen ihn beeinflussenden Faktoren hob auch er besonders die Tiefe hervor, indem die in großen Tiefen lebenden Fische meist einen sehr hohen O_2-Gehalt aufwiesen, mit Ausnahme jener, welche wie die Aale u. a. im Schlamme leben und sich außer durch geringen O_2-Gehalt auch durch höheren CO_2-Gehalt auszeichneten. Diejenigen Fische, deren Schwimmblase gefäßreicher und mit „roten Körpern“ (s. unten) versehen war, enthielten unter sonst gleichen Bedingungen mehr Sauerstoff, wieder mit Ausnahme der Schlammbewohner. Die Ansammlung

der Gase in der Schwimmblase führte CONFIGLIACHI ebenso wie DELAROCHE auf einen Sekretionsprozeß zurück.

Die Bedeutung der hohen O_2-Spannung der Schwimmblasengase bei den Tiefseefischen blieb völlig rätselhaft, bis die ausgezeichneten Untersuchungen von MOREAU (84—88) eine Aufklärung herbeiführten, indem sie die Funktion der Schwimmblase als eines hydrostatischen Apparates aufdeckten. MOREAU (84, 86, 87, p. 69f.) zeigte, daß der O_2-Gehalt der Schwimmblase künstlich gesteigert werden kann durch alle Eingriffe, welche eine Verminderung des Volumens der in ihr enthaltenen Gase bewirken. Dies war auf zweifache Weise zu erzielen: 1) durch mehr oder minder starke Entleerung der Schwimmblase und 2) durch Erhöhung des auf der Oberfläche des Fisches lastenden Druckes. Beide Verfahren führten zu übereinstimmenden Ergebnissen. Wenn man die Schwimmblase künstlich entleert (indem man Fische mit Schwimmblasengang unter die Luftpumpe bringt oder bei solchen ohne Luftgang die Schwimmblase punktiert) und den Fisch, der jetzt am Grunde des Wassers zu verweilen genötigt ist, sich selbst überläßt, so füllt sich die Schwimmblase im Verlauf von einigen Tagen von neuem mit einem äußerst O_2-reichen Gasgemisch. So stieg z. B. bei den mit Luftgang versehenen Fischen *Cyprinus Tinca* der O_2-Gehalt von etwas über 8 Proz. auf 60 Proz., bei *Muraena Conger* von 30 Proz. auf 87 Proz.; bei den luftganglosen Fischen *Perca fluviatilis* von 19—25 Proz. auf 40—65 Proz., bei *Sparus aurata* von 16 Proz. auf 58 Proz., bei *Labrus variegatus* von 18 Proz. auf 85 Proz., also so hohe O_2-Gehalte, daß man in Anbetracht der besonders bei der Punktion nur unvollkommenen Entleerung der Schwimmblase zu der Vermutung geführt wird, daß der Ersatz der Gase durch Sekretion von reinem Sauerstoff bewirkt wurde. Analoge Resultate lassen sich erzielen, wenn man den auf dem Fisch lastenden Druck steigert, indem man ihn zwingt, sich in größeren Tiefen aufzuhalten. So zeigte von zwei Exemplaren *Trigla* der eine in seiner Schwimmblase einen O_2-Gehalt von 16 Proz. an der Oberfläche, der andere, nachdem er 48 Stunden bei 7—8 m Tiefe gehalten worden war, einen solchen von 52 Proz.; ein *Mugil cephalus* 16,1 Proz., ein anderer bei viertägigem Aufenthalt bei 7—8 m Tiefe 30 Proz.; ein *Labrus maculatus* 22,4 Proz., ein anderer bei viertägigem Aufenthalt bei 7—8 m Tiefe 45 Proz. Der hohe O_2-Gehalt der in der Tiefe lebenden Fische erklärt sich auf Grund dieser Versuche nach MOREAU in der gleichen Weise durch eine O_2-Sekretion, deren Aufgabe offenbar darin besteht, das Volumen der durch den hohen Druck komprimierten Schwimmblase zu vergrößern und so das spezifische Gewicht des Fisches auf das der Umgebung herabzusetzen, wodurch er seine freie Beweglichkeit gewinnt.

Den Gehalt an Stickstoff erklärt MOREAU durch einen immerwährenden ganz langsamen Austausch der Gase zwischen dem Blut und der ursprünglich nur mit Sauerstoff gefüllten Schwimmblase. Dadurch würde der N_2-Gehalt immer mehr wachsen, infolge der Langsamkeit der Diffusion aber die Zusammensetzung der Blasenluft bei den verschiedenen Fischen sehr wechseln; diese Deutung ist jedoch, wie wir sehen werden, nicht für alle Fälle ausreichend, da sie bloß einen N_2-Druck zu erklären vermag, der den des Wassers nicht übersteigt.

MOREAU (85, 87, p. 79f.) hat auch untersucht, ob die von ihm

erwiesene O_2-Sekretion in der Schwimmblase unter dem Einfluß des Nervensystems steht, und glaubte eine Abhängigkeit von dem sympathischen Nervensystem nachweisen zu können: Die Durchschneidung der sympathischen Nervenfäden, welche die Arteria coeliaca mesenterica begleiten und zu der Schwimmblase verlaufen, ruft nach ihm eine Erhöhung des O_2-Gehaltes der Schwimmblase hervor. Der O_2-Gehalt in der Schwimmblase der Schleie betrug normalerweise ca. 6 Proz.; 5 Tage nach der oben angeführten Operation zeigte ein Exemplar 10 Proz., ein anderes 15 Tage nach der Operation 12 Proz., ein drittes 17 Tage nach der Operation 17 Proz., ein viertes 26 Tage nach der Operation 27 Proz. O_2. Die Operation an sich, ohne Durchschneidung der Nervenfäden, hatte keine Aenderung des Gasgehaltes zur Folge. Die Vermehrung des Prozentgehaltes an Sauerstoff konnte nicht einfach auf einem Schwinden des Stickstoffs beruhen, sonst hätte die Schwimmblase zusammengesunken sein müssen, während sie in Wahrheit prall gefüllt war. Moreau glaubte daher annehmen zu dürfen, daß die Aenderungen des Druckes durch Vermittlung des sympathischen Nervensystems auf die O_2-Produktion einwirken. Es wäre aber wohl auch denkbar, daß es sich bei den Folgen der Nervendurchschneidung lediglich um vasomotorische Einflüsse gehandelt habe.

Daß die Gassekretion unter dem Einfluß des Nervensystems steht, und zwar reflektorisch reguliert wird durch Erregungen, welche ihren Ausgang augenscheinlich von der Schwimmblase selbst nehmen, die somit auch die Funktion eines Sinnesorgans erfüllt (s. Kapitel statischer Sinn), zeigte Moreau (88) auch durch die Feststellung, daß eine Aenderung des Schwimmblaseninhaltes auch dann erfolgt, wenn der auf der Blasenwand lastende Druck gar keine Veränderung erleidet, sondern das spezifische Gewicht des Fisches (*Perca, Tinca*) durch Belastung mit einem Gewicht zu groß oder durch Befestigung eines mit Luft erfüllten Glasballons zu klein gemacht wird. Auch in diesen Fällen reagiert der Fisch, indem er durch Gassekretion (deren Art nicht näher untersucht wurde), bzw. Gasresorption (s. unten) das ursprüngliche spezifische Gewicht (und damit seine freie Beweglichkeit) wiedergewinnt. Versuche gleicher Art sind mit gleichem Erfolge neuerdings von Baglioni (8) und in sehr großer Zahl von Popta (106, s. unten) ausgeführt worden.

Die Versuche Moreaus wurden von Hüfner und von Bohr nachgeprüft und erweitert. Hüfner (51) stellte zunächst Untersuchungen über die Gase der Schwimmblase des Kilchs (*Coregonius acronius*) an, der sich nach Angabe der Fischer beständig in einer Tiefe von 60—80 m im Bodensee aufhält. Seine Schwimmblase besitzt einen Luftgang, schwillt aber gleichwohl beim Aufziehen sehr stark an und kann sogar platzen. Auf Grund der früheren Untersuchungen hätte man einen sehr hohen O_2-Gehalt erwarten sollen. Die Analysen aber ergaben in 4 von 9 Fällen ein völliges Fehlen des Sauerstoffs, in 4 anderen Fällen einen geringen O_2-Gehalt und bloß einmal einen vielleicht durch Fehlerquellen zu erklärenden Gehalt von 18,44 Proz. O_2. Zwei zu einer anderen Jahreszeit ausgeführte Analysen ergaben einen O_2-Gehalt von 14,63 und 12,09 Proz. O_2 (fast in allen Fällen einen geringen CO_2-Gehalt).

Auch die Analysen eines anderen, wenn auch nicht so ausgesprochenen Tiefseefisches, des Barsches, ergab in drei Analysen 14,6

bis 16,5 Proz. O_2; dagegen fanden sich bei der Aalraupe (*Lota vulgaris*) 64,8 Proz. O_2. Die Wiederholung der Versuche MOREAUS über den O_2-Gehalt der nach künstlicher Entleerung der Schwimmblase sich neu ansammelnden Luft ergab bei zwei Karpfen, die allerdings auch schon MOREAU als träge reagierend bezeichnet hatte, 6 Tage nach der Punktion nur eine sehr geringe Anreicherung des O_2-Gehaltes (von 2,47 auf 2,87 und von 4,62 auf 5,36 Proz.). Deutliche Resultate dagegen lieferte die Auspumpung bei Fischen mit Luftgang. So betrug beim Schuppfisch (*Leuciscus Dobula*) der O_2-Gehalt nach 4—10 Tagen 18,72—30,26, im Mittel 23,98 Proz., während er bei frisch getöteten Fischen im Mittel nur zu 12,26 Proz. gefunden wurde. Versuche an Hechten ergaben eine Steigerung des O_2-Gehaltes auf 37,13—49,80 Proz.

In einer früheren Arbeit hatte HÜFNER (50) auf die Möglichkeit hingewiesen, daß in der Schwimmblase ein den O_2-Gehalt der Luft übersteigender Prozentgehalt an Sauerstoff durch einfache Diffusion erzeugt werden könnte, wenn in der Schwimmblase ein negativer Druck, also ein Vakuum herrschte, in welches die Gase, und zwar der Sauerstoff mit größerer Geschwindigkeit einströmen. In der Tat hat JOH. MÜLLER (90) bei mehreren Gattungen von Welsen und Ophidiern eigenartige Vorrichtungen beschrieben, welche eine aktive Erweiterung der Schwimmblase gestatten. HÜFNER zeigte nun aber an der Hand der Rechnung, daß, auch wenn nach der Entleerung der Schwimmblase infolge der Starrheit der Wandung ein Vakuum zurückbliebe, die oben gefundenen O_2-Werte durch einfache Diffusion nicht erklärbar wären, was sich für alle jene Fälle ja von selbst versteht, in welchen nicht bloß der O_2-Gehalt, sondern auch der absolute O_2-Druck höher ist als in der Atmosphäre und somit dem umgebenden Wasser. HÜFNER konnte überdies durch Präparate direkt dartun, daß in der Schwimmblase ein Vakuum gar nicht entstehen kann, weil sie nach ihrer Entleerung infolge des auf der Rumpfwand lastenden Druckes kollabieren muß. Es kann sich also in der Tat nur um eine Sekretion handeln.

Nicht minder merkwürdig als der bis dahin fast ausschließlich berücksichtigte hohe O_2-Gehalt ist der hohe N_2-Gehalt, der beim Kilch in einigen Fällen 94,57—99,38 Proz. betrug bei einem Gesamtdrucke von 6—7 Atmosphären. Hier ist der N_2-Druck also um das Vielfache höher als in der Luft; ja dies ist, wenn auch in minder starkem Maße, nach HÜFNER wohl immer schon bei gewöhnlichen Flußfischen der Fall. Auch für den Stickstoff müßten daher, da eine einfache Diffusion ausgeschlossen erscheint, in der Blasenwand Vorrichtungen vorhanden sein, welche den Stickstoff aus dem Blute in die Schwimmblase pumpen. Wir werden diese Frage weiter unten noch genauer erörtern.

Der auffallend niedrige O_2-Gehalt der Schwimmblasenluft des Kilchs dürfte, wie dies für andere Fische ja bereits von CONFIGLIACHI (s. oben) angegeben wurde, darauf zurückzuführen sein, daß es sich um einen Schlammbewohner handelt. Da es also konstant in der Tiefe lebende Fische gibt, welche einen sehr geringen O_2-Gehalt in der Schwimmblase aufweisen, da andererseits auch von verschiedenen Forschern ein hoher O_2-Gehalt gefunden wurde bei Fischen, welche keineswegs zu den Tiefseebewohnern gehören [so soll, wie schon erwähnt, nach BRODBELT (vgl. p. 161) die Schwimmblase eines

Schwertfisches beinahe reinen Sauerstoff enthalten haben], so glaubt HÜFNER, daß gar nicht die eigentlichen Tiefseefische, d. h. jene, welche sich konstant in der Tiefe aufhalten, Schwimmblasengase von hohem O_2-Gehalt sezernieren, sondern solche Fische, welche nur zeitweise die Tiefe aufsuchen. Für die dauernd in der Tiefe lebenden Fische würde der hohe O_2-Gehalt keinen Vorteil bieten, da hier die Sekretion von Stickstoff das gleiche leistet; für Fische dagegen, welche rasch die Tiefe wechseln, wäre die O_2-Sekretion von großem Vorteil, weil diese bei dem viel größeren O_2-Vorrat des Blutes rascher vor sich gehen kann, wie umgekehrt auch eine Absorption des Sauerstoffs (beim Aufsteigen in die Höhe) schneller möglich ist als eine Aufnahme von Stickstoff in das Blut. Eine Bestätigung dieser Auffassung sieht HÜFNER in einer Beobachtung von ERMAN (37), der bei fliegenden Fischen einen viel höheren O_2-Gehalt fand als in der atmosphärischen Luft (bei *Exocoetus evolans* 50,28 Proz.[1]), bei *Scomber pelamys* 79,24 Proz. O_2), bei Fischen also, die ganz an der Oberfläche leben, aber rasch die Tiefe zu wechseln genötigt sind.

So geistreich diese Theorie von HÜFNER ist, so erscheint doch das bisher vorliegende Tatsachenmaterial zu gering, um ihre allgemeinere Gültigkeit nachzuprüfen. Da überdies die Sekretion und die Resorption (s. unten) auch beim Sauerstoff nur sehr langsam vor sich geht, so könnte sie bloß zur Erklärung allmählich erfolgender und nicht, wie dies HÜFNER anscheinend annimmt, auch zu einer solchen plötzlich erfolgender Aenderungen der Wassertiefe herangezogen werden.

BOHR (19) wiederholte MOREAUS Versuche an *Gadus callarias* und gelangte zu gleichen Ergebnissen wie dieser. Er sah den O_2-Gehalt von 15 Proz. 48 Stunden nach der Punktion auf 79 Proz. und 24 Stunden nach einer zweiten Punktion auf 84 Proz. steigen (die Füllung der punktierten Schwimmblase war nach 6 Stunden noch gering, nach 24 Stunden aber immer vollendet). Während MOREAU in der Durchschneidung sympathischer Nerven ein Mittel gefunden hatte, den O_2-Gehalt der Schwimmblase zu erhöhen, entdeckte BOHR in der Durchschneidung der die Schwimmblase innervierenden Rami intestinales des Vagus ein Mittel, die O_2-Sekretion zu verhindern: Nach Ausführung dieser Operation bleibt die durch Punktion entleerte Schwimmblase dauernd völlig leer. Die Durchschneidung der Rami cardiaci oder der Nervi laterales war für die Wiederfüllung bedeutungslos. Die Gassekretion in der Schwimmblase steht danach zweifellos unter nervösem Einfluß. Der Vagus würde der Füllungsnerv, der Sympathicus der Leerungsnerv sein.

Der Gasgehalt der Schwimmblase von Fischen, die aus genau gemessenen Tiefen aufgeholt wurden, ist von RICHARD (121) und von SCHLOESING und RICHARD (126) untersucht worden. Auch ihre Bestimmungen ergaben, daß die in der Tiefe lebenden Fische einen sehr hohen O_2-Gehalt in ihrer Schwimmblase aufweisen (bis 87,7 Proz.), daß aber keineswegs ein einfaches Verhältnis zwischen Tiefe und

---

1) HUMBOLDT und BONPLAND (52) geben allerdings an, bei Untersuchung des Schwimmblaseninhaltes eines *Exocoetus volitans* fast reinen Stickstoff gefunden zu haben (0,02 Proz. CO_2 und 0,04—0,08 Proz. O_2).

O_2-Gehalt besteht, denn dieser letztere war in Tiefen von 900—1600 m nicht merklich anders als in solchen von 60 m. Allerdings ist nach den Autoren zu berücksichtigen, daß die gewonnenen Zahlen vielleicht nicht völlig den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen, weil bei dem eine beträchtliche Zeit in Anspruch nehmenden Aufziehen der Fische (1000 m in 1 Stunde) wieder eine Absorption von Sauerstoff erfolgt sein könnte. Der Gehalt an CO_2 schwankte von Null bis zu 6,4 Proz. Auch Argon war in der Schwimmblase nachweisbar.

Wenn das Wasser, in welchem der Fisch sich befindet, fremde Gase enthält, so können auch diese in die Schwimmblase übergehen, wenigstens für den Wasserstoff scheint dies bewiesen zu sein. PROVENÇAL und HUMBOLDT (108) hatten dies allerdings bestritten, und auch MOREAU (zit. nach TRAUBE-MENGARINI, 136, Zitat an der angegebenen Stelle nicht auffindbar) soll in der vorher durch Auspumpen entleerten Schwimmblase von Karpfen, deren Wasserbehälter unter eine mit H_2 und O_2 gefüllte Glocke gebracht worden war, keinen Wasserstoff gefunden haben. Diese negativen Ergebnisse sind vielleicht auf die zu geringe Größe des H_2-Druckes zurückzuführen, denn Frau TRAUBE-MENGARINI (135, 136) hat gezeigt, daß sowohl Fische mit Luftgang (*Carassius auratus*, *Leuciscus*), wie solche ohne Luftgang (*Mugil cephalus*), die längere Zeit in Wasser gehalten werden, durch welches kontinuierlich Wasserstoff durchgeleitet wird, diesen in ihre Schwimmblase abgeben, auch wenn bei den ersteren jede direkte Aufnahme des Gases verhindert wird. Daß der unter diesen Bedingungen notwendigerweise in das Blut aufgenommene Wasserstoff auch in mehr oder minder großem Maße in die Schwimmblase übergeht, ist an sich nichts besonders Befremdliches. Der höchste H_2-Gehalt, den die Verfasserin in einem Versuche (nach 168-stünd. Durchleitung von Wasserstoff und atmosphärischer Luft) beobachtet haben will, betrug 85,2 Proz.; da eine gleichzeitige Bestimmung des H_2-Druckes im Wasser nicht ausgeführt wurde, so läßt sich hier ebensowenig wie in den übrigen Versuchen etwas darüber aussagen, ob, wie wohl anzunehmen, einfache Diffusion zur Erklärung dieser Erscheinung ausreicht.

So klar und einwandfrei die sekretorische Tätigkeit der Schwimmblase bewiesen ist — vermögen doch die in großen Tiefen lebenden Fische z. B. den Sauerstoff, dessen Druck im Wasser höchstens $^1/_5$ Atmosphäre beträgt, auf 100 und mehr Atmosphären zu verdichten und so eine Arbeit zu leisten, die mit zu den gewaltigsten gehört, die wir als Produkt vitaler Zelltätigkeit bisher kennen! — so ist sie doch bis in die neueste Zeit auf Grund mangelnder Kenntnis der einschlägigen Beobachtungen oder der physikalischen Grundgesetze mehrfach bestritten worden. Die durch keinerlei Experimente gestützten, völlig unzureichenden Betrachtungen von PRIEFER (107) bedürfen keiner weiteren Erörterung. Zuletzt ist THILO (132, 133) mit der Behauptung hervorgetreten, daß die in der Schwimmblase enthaltenen Gase nicht aus dem Blute stammen, sondern durch den Luftgang in sie hineingelangen. Dies soll auch bei jenen Schwimmblasen der Fall sein, welche wie die des Aales einen nur durch feine Poren mit dem Schlund kommunizierenden Luftgang besitzen (!). Bei den Schwimmblasen ohne Luftgang läßt der Verfasser die Frage noch offen, weist aber darauf hin, daß die Barsche z. B. in ihrer Jugend einen Luftgang besitzen. Zur Stütze seiner Ansicht führt THILO Experimente an Schleien an: Er durchschnitt bei einigen Exemplaren die Blutadern der Schwimmblase, sowohl die Baucharterie wie die Arteria vesicalis, löste die Schwimmblase zur Durchtrennung der Arteriae intercostales

von der Wirbelsäule und den Rippen ab und ließ die vordere der beiden Schwimmblasen nur insoweit mit den Rippen in Zusammenhang, als notwendig war, um ihr Herausschlüpfen zu verhindern. Die hintere Schwimmblase wurde hierauf geöffnet, die Luft herausgelassen, und auch die vordere bis auf geringe Reste geleert und die Bauchhöhle wieder verschlossen. Nach 30 Stunden konnten die Fische wieder schwimmen, und die nach 3 Tagen erfolgte Sektion ergab eine prall gefüllte Schwimmblase. Dadurch wäre nach der Ansicht des Autors bewiesen, daß die Luft nur durch den Luftgang in die Schwimmblase gelangt sein kann (!). Die in der ersten Mitteilung aufgestellte Behauptung, daß die Fische die zur Füllung erforderliche Luft stets aus der Atmosphäre entnehmen, wurde allerdings in der zweiten (133) wieder zurückgezogen, nachdem der Verfasser die längst bekannte Tatsache bestätigt fand, daß die Schwimmblase sich auch füllt, wenn die Fische nicht an die Oberfläche gelangen können, gleichwohl aber hielt Thilo die Ansicht aufrecht, daß die Luft durch den Luftgang hineinbefördert werde; in welcher Weise die Fische dem Wasser die Luft „entziehen", sei noch zu erforschen (!!!). Eine ernsthafte Diskussion dieser Ansicht wird man wohl nicht verlangen dürfen. Eine Erklärung der von Thilo mitgeteilten Versuchsergebnisse bereitet keine Schwierigkeit, wenn sie auch bei dem Mangel aller Kontrollversuche nicht mit Sicherheit zu geben ist; die sekretorische Tätigkeit des vordersten, nicht abgelösten Schwimmblasenteiles, sowie etwa auch des Luftganges selbst kann zur Wiederfüllung der Blase sehr wohl ausgereicht haben. Auf die Frage nach der Bedeutung einer etwaigen Aufnahme atmosphärischer Luft für die Erklärung der Schwimmblasenfüllung soll weiter unten noch eingegangen werden.

2. Die Resorption der Schwimmblasengase und ihre respiratorische Bedeutung.

Wie der Fisch auf eine Erhöhung seines spezifischen Gewichts, sei sie nun durch Steigerung des Außendrucks oder durch künstliche Entleerung seiner Schwimmblase oder schließlich durch Belastung mit einem Gewicht herbeigeführt, mit einer verstärkten Füllung der Schwimmblase reagiert, so muß er, damit diese ihren Zweck als hydrostatischer Apparat erfüllen kann, auf eine durch Druckentlastung, Schwimmblasenüberfüllung oder künstlichen Auftrieb herbeigeführte Verringerung seines spezifischen Gewichts mit einer Verminderung des Schwimmblaseninhaltes antworten. Bei den mit einem offenen Ausführungskanal versehenen Schwimmblasen geschieht dies in einfacher Weise durch Abgabe von Luft durch den als Sicherheitsventil fungierenden Luftgang. Von viel größerem Interesse ist die Verkleinerung des Schwimmblaseninhaltes bei den Fischen, welche dieses mechanischen Hilfsmittels entbehren und auf eine Resorption der Gase durch die Schwimmblasenwand angewiesen sind, die ja auch für die viel erörterte Frage nach der respiratorischen Bedeutung der Schwimmblase als Sauerstoffspeicher von größter Bedeutung ist.

Schon die unförmliche, mitunter bis zum Platzen des Tieres führende Ausdehnung, welche die Schwimmblasen aus größeren Tiefen aufgeholter Fische zu zeigen pflegen (sogenannte „Trommelsucht"), beweist, daß eine Resorption der Gase nur sehr langsam erfolgen kann, da selbst der ungeheuere unter diesen Bedingungen auf der

Innenwand lastende Gasdruck keinen Ausgleich herbeizuführen vermag. Auch die schon erwähnte Beobachtung BIOTS (vgl. p. 162), der in den seit 2 Tagen dem Fischkörper entnommenen Blasen einen so großen O_2-Gehalt nachweisen konnte, beweist ihre geringe Gasdurchgängigkeit; in gleichem Sinne sprechen einige von SCHULZE (127) ausgeführten Versuche, sowie eine neuere Mitteilung von POPTA (106), die in einigen 4 Monate hindurch trocken aufbewahrten Schwimmblasen von Seefischen noch einen O_2-Gehalt von über 53 Proz. fand. BAGLIONI (8) sah einen aus ca. 40 m Tiefe in ein Wasserbassin von $^1/_2$ m Tiefe versetzten *Serranus cabrilla* erst nach 48 Stunden durch Resorption der (infolge der Druckverminderung übermäßig ausgedehnten) Schwimmblasengase seine normale Beweglichkeit wiedergewinnen. BAGLIONI führte eine Ueberfüllung der Schwimmblase auch dadurch herbei, daß er Gas in sie injizierte, das Gegenstück zu dem von MOREAU zuerst ausgeführten Experiment der Blasenpunktion. Nach Injektion von Sauerstoff in die Schwimmblase eines *Balistes capriscus* sah er die hierdurch bewirkte Bewegungsstörung nach 6 Stunden noch unverändert bestehen; nach 24 Stunden war das normale Verhalten zurückgekehrt. Nach Injektion von Luft hingegen waren die Bewegungsstörungen auch nach 3 Tagen noch nicht geschwunden. Diese Versuche zeigen auf das deutlichste, daß die Resorption des Sauerstoffs nur sehr langsam und die des Stickstoffs, wenn überhaupt, noch viel schwerer erfolgt. Demgemäß erklärt sich der Bestand des hohen O_2-Gehalts in der Schwimmblase einfach durch ihre geringe Durchgängigkeit. Daß diese und nicht etwa ein immerwährendes Gleichgewicht zwischen O_2-Sekretion und O_2-Resorption die Ursache hierfür ist, wird durch die Beobachtung BOHRS (19) bewiesen, daß der durch Punktion erzeugte hohe O_2-Gehalt auch dann bestehen bleibt, wenn man nachträglich die Schwimmblasenäste der Vagi durchschneidet, wodurch, wie früher erwähnt, die O_2-Sekretion aufgehoben wird.

Alle diese Beobachtungen machen es an sich bereits sehr unwahrscheinlich, daß der in der Schwimmblase enthaltene Sauerstoffvorrat unter gewöhnlichen Bedingungen eine respiratorische Bedeutung gewinnen könne. Die Frage nach einer solchen ist vielfach diskutiert worden, seitdem schon am Ende des 18. Jahrhunderts FISCHER (38) vielleicht als erster die Schwimmblase als ein zur Ergänzung der unvollkommenen Kiemenatmung bestimmtes Organ auffassen wollte. In neuerer Zeit ist besonders der Schwimmblase und dem Luftgang des Aales eine solche respiratorische Funktion zugeschrieben worden. Auf Grund der Feststellung, daß die Vena ductus pneumatici, welche das gesamte Blut aus dem sehr dichten Kapillarnetz des Luftganges aufnimmt, dieses direkt zum Herzen leitet, äußerte PAULY (101) den Gedanken, daß, wenn die den Luftgang versorgende Arterie zu Zeiten der Not venöses Blut führt, der Luftgang als Atmungsorgan fungiere, das seinen O_2-Vorrat dem Körper zur Verfügung stelle. JACOBS (56) hat diese Anschauung mit großem Eifer verfochten, besonders auf Grund der an die Lunge gemahnenden reichen Blutgefäßverzweigung im Luftgang und auf Grund der Beobachtung, daß bei einem außerhalb des Wasses gehaltenen Aal Luftgang und Schwimmblase völlig kollabiert waren. Der Luftgang würde nach ihm das Organ sein, welches das Leben des Aales außerhalb des Wassers ermögliche, solange der in der Schwimmblase enthaltene O_2-Vorrat reicht. Da aber, wie PAULY und JACOBS übereinstimmend angeben, die Kommunikation

zwischen Schlund und Luftgang beim Aal eine äußerst enge ist, so daß die in der Schwimmblase enthaltene Luft nicht aus der Atmosphäre entnommen werden kann, sondern sezerniert werden muß (was auch aus der von Jacobs mitgeteilten, von Hüfner ausgeführten Analyse des Schwimmblaseninhaltes bei einem Aal hervorgeht, die einen O_2-Gehalt von 44,74 Proz. ergab), so kann eine Erneuerung des O_2-Vorrates in der Schwimmblase nur mit Sauerstoff erfolgen, der das Blut bereits passiert hat; der geringe unter günstigen Bedingungen angesammelte O_2-Vorrat aber könnte das Leben außerhalb des Wassers wohl nur für kurze Zeit erhalten. Tatsächlich haben wir bereits in einer Reihe anderer Momente, vor allem dem bedeutenden Umfange der Hautatmung, ausreichende Erklärungsgründe für das Landleben des Aales kennen gelernt. Ob der in der Schwimmblase enthaltene Sauerstoff hierbei angegriffen wird, wäre natürlich nur auf experimentellem Wege zu entscheiden.

Sieht man ab von einer Angabe von Provençal und Humboldt (108), welche nach Ausschaltung der Schwimmblase die CO_2-Abgabe verschwinden sahen, eine Angabe, die nur auf die sehr mangelhafte Methodik der Gasbestimmung zurückzuführen sein kann, und auch bereits von P. Bert (12) und von Gréhant (43) widerlegt wurde, so ist wiederum Moreau (84, 87, p. 64) der erste und fast der einzige gewesen, der gegenüber den auf anatomische Betrachtungen gegründeten Spekulationen die Frage nach der respiratorischen Bedeutung der Schwimmblase experimentell in Angriff genommen hat. Er konnte in der Tat nachweisen, daß der in der Schwimmblase enthaltene Sauerstoff unter den Bedingungen der Asphyxie von dem Körper verwendet werden kann (wie andererseits auch der normalerweise sehr geringe CO_2-Gehalt der Schwimmblase unter diesen Verhältnissen eine leichte Vermehrung erfahren kann). Der O_2-Gehalt der Schwimmblase von Barschen, der für gewöhnlich 19—25 Proz. betrug, konnte durch Aufenthalt in nicht erneuertem Wasser auf 5—0 Proz. heruntergedrückt werden. Um eine starke O_2-Absorption herbeizuführen, muß die Asphyxie möglichst langsam erfolgen, und um ein völliges Verschwinden des Sauerstoffs zu erzielen, muß man warten, bis jedes Lebenszeichen geschwunden ist. Die Fähigkeit der O_2-Aufnahme aus der Schwimmblase ist nach Moreau bei den einzelnen Fischarten sehr verschieden. Schleie z. B., deren O_2-Gehalt normalerweise nur etwa 8 Proz. beträgt, zeigen bei ihrem Tode durch Asphyxie nur eine geringe Verminderung desselben. Auch bei den Seefischen ist die O_2-Absorption nur sehr gering; so ergab bei einem *Labrus*, dessen O_2-Gehalt sich unter besonderen Bedingungen bis auf 80 Proz. erhoben hatte, nach dem Tode durch langsame Erstickung die Schwimmblase noch einen solchen von 56 Proz. Selbst bei Fischen also, bei welchen die Bedingungen hierfür sehr günstige sind, erfolgt die O_2-Absorption nur schwer.

Tower (134) hat versucht, die Zunahme des O_2-Gehaltes der Schwimmblase in der Tiefe mit der Abnahme des O_2-Gehaltes im Wasser in Zusammenhang zu bringen; die O_2-Sekretion würde vielleicht dazu dienen, den Körper mit Sauerstoff zu versorgen. Daß der sezernierte Sauerstoff erst das Blut passiert haben muß, hat auch er anscheinend nicht bedacht. Zur Stütze seiner Annahme untersuchte er bei asphyktisch gemachten Fischen den Gasgehalt der Schwimm-

blase und sah das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$, das normalerweise etwa 0,06—0,10 betrug, unter diesen Bedingungen auf 0,24—0,29 ansteigen, was er im Sinne einer respiratorischen Ausnutzung des Sauerstoffs deutete. Da aber der absolute O_2-Gehalt der Schwimmblase bei den (anscheinend durch Liegen an der Luft) asphyktisch gemachten Fischen keineswegs kleiner, sondern im Mittel sogar größer war, als bei den normalen, so beweisen seine Versuche lediglich eine Abgabe von Kohlensäure, die ihre einfache Erklärung in den, wie schon mehrfach betont, besonders ungünstigen Bedingungen der CO_2-Abgabe an der Luft findet, die zu einem Ansteigen des CO_2-Druckes im Blute und daher auch in der Schwimmblase führen mußte.

Neuerdings hat Frl. Popta (106) den Nachweis zu führen gesucht, daß „die Schwimmblase der Fische sich entwickle, um die Zirkulation des Sauerstoffs im Fischkörper zu unterstützen“. Trotz des großen Umfanges der Arbeit aber sucht man vergeblich nach einer Stütze dieser Behauptung oder auch nur nach einer Erklärung, was eigentlich unter dieser neuentdeckten Funktion zu verstehen sei, mit der im wesentlichen wohl auch die Verwendbarkeit des in der Schwimmblase enthaltenen Sauerstoffs für respiratorische Zwecke gemeint sein dürfte. Die zahlreichen mitgeteilten Experimente sind zum großen Teile eine Wiederholung der schon von Moreau und später von Baglioni angestellten Versuche, aus welchen hervorgeht, daß eine Veränderung des spezifischen Gewichtes der Fische durch Beschwerung mit einem Gewicht oder Erleichterung mit einem Gasballon eine Gassekretion, bzw. -resorption auslöst, die das ursprüngliche spezifische Gewicht des Tieres wiederherstellt (vgl. p. 164). Eine dankenswerte Erweiterung unserer Kenntnisse bedeutet immerhin die Untersuchung der Schwimmblasengase unter diesen Bedingungen. Es ergab sich im ersteren Falle (bei Gassekretion) eine Steigerung des O_2-Gehaltes, im zweiten Falle (bei Gasresorption) konnte der Sauerstoff mitunter ganz schwinden. So zeigte eine *Perca* nach künstlicher Beschwerung 3,08 Proz., eine andere nach Erleichterung 0,06 Proz. O_2 in der Schwimmblase; bei einem Aal betrug der O_2-Gehalt nach 5 Tage dauernder Beschwerung 63 Proz. Die für *Tinca vulgaris* in einigen Versuchen durchgeführte Berechnung ergab aber, daß weder bei Vermehrung noch bei Verminderung des spezifischen Gewichtes die kompensatorischen Aenderungen des O_2-Gehaltes hinreichen, um die eingetretene Veränderung des Schwimmblasenvolumens zu erklären, daß mithin auch der Stickstoff an der Regulation des letzteren durch Eintritt oder Austritt Anteil nimmt.

In einigen Versuchen beobachtete Popta bei der durch Herumjagen des Fisches erzeugten Ermüdung eine rasche Zunahme des spezifischen Gewichtes, die die Verfasserin auf eine plötzliche Resorption des zur Muskeltätigkeit benötigten Sauerstoffs zurückführt. Da wir jedoch wissen, daß die Resorption des Sauerstoffs recht langsam erfolgt, so liegt der Gedanke nahe, daß die Ursache dieser Erscheinung vielleicht anderweitig zu suchen ist, etwa in einer durch die Ermüdung erzeugten Kontraktur der Körpermuskulatur, die durch Druck auf die Schwimmblase deren Volumen verkleinert. In einigen Versuchen an Seefischen (*Crenilabrus melops* Linn., *Labrus Bergylta* Ascan) ergab allerdings die direkte Untersuchung der Schwimmblasengase bei den ermüdeten Exemplaren einen viel geringeren O_2-Gehalt als bei den

unermüdeten (10,53 gegen 19,64 und 9,8 gegen 18,28 Proz.); doch war die Zahl der angestellten Versuche (2) zu gering und die verwendeten Exemplare zu ungleich, als daß eine sichere Schlußfolgerung daraus gezogen werden könnte. Doch soll die Möglichkeit einer Verwendung des in der Schwimmblase enthaltenen Sauerstoffs bei durch Ermüdung erzeugtem O_2-Mangel ebenso wie bei dem durch Asphyxie erzeugten natürlich keineswegs abgestritten werden. (Die von Popta aufgestellte Theorie, daß die Gase bei Zunahme des Druckes aus den Blutgefäßen in die Schwimmblase hineingepreßt (!) und bei Abnahme des Druckes von den Lymphgefäßen angesaugt würden, bedarf angesichts der Konfusion der ihr zugrunde liegenden physikalischen Vorstellungen keiner weiteren Erörterung.)

Versuche, ob Fische mit hohem O_2-Gehalt der Schwimmblase der Asphyxie länger widerstehen als solche mit O_2-armer oder entleerter Schwimmblase, wurden bisher nicht angestellt; es wäre immerhin denkbar, daß die Beobachtung von Gréhant und Picard (44), daß Fische derselben Art in O_2-freiem Wasser zu sehr verschiedener Zeit ersticken, wenn sie aber einmal bereits asphyktisch gemacht wurden, einer zweiten Erstickung sämtlich sehr rasch erliegen (also anscheinend einen verschieden großen O_2-Vorrat besitzen, der durch die Erstickung zum Schwinden gebracht wird), auf den verschiedenen O_2-Gehalt ihrer Schwimmblase und seine Aufzehrung bei der Erstickung zurückzuführen ist. Im allgemeinen aber muß gesagt werden, daß die auf verschiedenem Wege festgestellte außerordentliche Langsamkeit, mit der der Sauerstoff aus der Schwimmblase selbst im Falle äußerster Not entnommen werden kann, diese für respiratorische Zwecke höchst ungeeignet erscheinen läßt. Etwas anderes ist es natürlich mit den sozusagen auf dem Wege der Umwandlung in Lungen begriffenen Schwimmblasen der Ganoiden und anderer Fische, deren respiratorische Funktion bereits an anderer Stelle erörtert wurde (vgl. p. 156 f.).

3. Theoretische Erörterung der physikalischen Bedingungen der Schwimmblasenfüllung.

Auch wenn man von jenen Autoren absieht, deren Schlußfolgerungen nur auf krasser Unkenntnis der physikalischen Grundlagen aufgebaut werden konnten, scheinen nur wenige Forscher die eigenartigen Verhältnisse sich völlig klar gemacht zu haben, unter welchen sich die in der Schwimmblase enthaltene Gasansammlung befindet. Ehe wir daher auf eine Erörterung unserer bisherigen Kenntnisse über den Ort und die Art der Gassekretion und -resorption in der Schwimmblase eingehen, wird es angezeigt sein, diese Verhältnisse in Kürze darzulegen, zumal die bisher fast nur von Hüfner näher berücksichtigte, auch für den Mechanismus der Gassekretion bedeutungsvolle Frage nach dem Ursprung des N_2-Gehaltes der Schwimmblase hierbei eine schärfere Beleuchtung erfahren dürfte.

Den meisten scheint die fundamentale Tatsache entgangen zu sein, daß die Ansammlung einer Gasmenge unter Wasser durch Diffusion allein überhaupt nicht erklärbar ist, wie immer auch die Zusammensetzung der Gase sein mag. Diese in der Einleitung bereits näher dargelegte Erkenntnis (vgl. p. 17) folgt aus der einfachen Ueberlegung, daß der auf dem unter Wasser befindlichen Gasvolumen lastende Druck um den Druck der Wassersäule höher sein muß als der der Atmo-

sphäre, während die Summe der Partiardrucke der im Wasser gelösten Gase (von vereinzelten Ausnahmen abgesehen) höchstens gleich dem Atmosphärendruck ist. In einer Tiefe von 10 m z. B. stehen die Schwimmblasengase bereits unter einem Drucke von 2 Atmosphären oder ca. 1520 mm Hg, der offenbar unmöglich durch Diffusion erzeugt sein kann. Der höchste unter den angegebenen Bedingungen durch Diffusion erklärbare Gasgehalt wäre — vollständige Sättigung des Wassers und des Blutes für den herrschenden Atmosphärendruck vorausgesetzt — für den Sauerstoff 10,5 Proz., für den Stickstoff 39,5 Proz. In einer Tiefe von 1000 m wäre nur ein O_2-Gehalt von 0,21 Proz. und ein N_2-Gehalt von 0,79 Proz. durch Diffusion erklärbar! Weder bei den Tiefsee- noch bei den Oberflächenfischen also können die Gase der Schwimmblase durch Diffusion allein sich angesammelt haben.

Wenn eine direkte Aufnahme atmosphärischer Luft in die Schwimmblase stattfindet, so können ohne Eingreifen sekretorischer Prozesse alle diejenigen Fälle erklärt werden, in welchen (bei Oberflächenfischen, s. unten) der prozentische O_2-Gehalt den der Luft nicht übersteigt. Der in vielen Fällen sehr hohe N_2-Gehalt, der bei den Süßwasserfischen meist zwischen 80 und 100 Proz. schwankt, ließe sich auf eine nachträgliche Resorption des aufgenommenen Sauerstoffs zurückführen. Der Umstand, daß, wie oben erörtert, auch unter diesen Verhältnissen der Partiardruck mindestens des Stickstoffs, oft auch des Sauerstoffs höher ist als der im Wasser, würde die Annahme einer Füllung der Schwimmblase mit atmosphärischer Luft nicht ausschließen, weil, wie wir gesehen haben, die Schwimmblasenwand für Gase nur sehr schwer permeabel ist. Ob und in welchem Umfange eine direkte Aufnahme atmosphärischer Luft in die Schwimmblase überhaupt erfolgen kann, darüber sind wir bisher nur sehr ungenügend unterrichtet. Aber auch bei den Fischen mit Luftgang, bei denen allein eine solche Annahme ja in Betracht kommt, sprechen die anatomischen Verhältnisse, wie schon die älteren Autoren erkannt haben, im allgemeinen sehr gegen diese Möglichkeit, da nicht einzusehen ist, durch welchen Mechanismus die verschluckte Luft, statt den breiten Weg in den Darmkanal zu wählen, durch den engen Luftgang und entgegen dem hohen Druck in die Schwimmblase gepreßt werden sollte[1]). Ueberdies ist durch die Versuche von Moreau und seinen Nachfolgern der direkte Nachweis geliefert, daß auch die Fische mit Luftgang die Füllung ihrer künstlich entleerten Schwimmblase ohne Aufnahme atmosphärischer Luft bewerkstelligen können, der Mechanismus der Gasfüllung also wohl in beiden Fällen der gleiche ist. Selbst wenn man aber trotz alledem eine Füllung der Schwimmblase mit atmosphärischer Luft annimmt, könnte sie bloß zur Erklärung des Schwimmblaseninhaltes der Oberflächenfische ausreichen, da beim Absteigen in größere Tiefen die aufgenommene Luft alsbald auf ein so kleines Volumen zusammengedrückt würde, daß zur Ermöglichung der hydrostatischen Funktion der Schwimmblase eine nur auf dem Wege der Sekretion denkbare Nachfüllung unbedingt erforderlich wäre.

Da also die Annahme einer Füllung der Schwimmblase mit atmosphärischer Luft zum mindesten für einen sehr großen Teil aller Fälle ausgeschlossen werden kann, so ergibt sich als zweite Frage, ob die experimentell bisher allein bewiesene Sekretion von Sauerstoff für sich bereits ausreicht, um die Zusammensetzung der Schwimmblasengase zu erklären, wie dies die Mehrzahl der Physiologen bisher wenigstens stillschweigend angenommen zu haben scheint. Der durch Diffusion erklärbare Prozentgehalt an Stickstoff wird, wie oben erwähnt, um so größer, je geringer die Tiefe des Wassers ist, in welcher der Fisch lebt. Aber auch die niedrigsten

1) Nach v. Baer (6) soll allerdings bei den jungen Cyprinoiden am 5. Tage oder noch später die vorher luftleere Schwimmblase plötzlich mit Luft gefüllt erscheinen, die also anscheinend verschluckt wird; die um diese Zeit eifrig die Oberfläche aufsuchenden Fische sollen zugrunde gehen, wenn man sie daran verhindert; später ist dies nicht mehr der Fall.

bisher beobachteten N_2-Gehalte sind fast ausnahmslos immer noch erheblich zu hoch, als daß sie durch Diffusion allein erklärbar wären. RICHARD (121) fand bei einem aus 175 m Tiefe aufgeholten *Conger vulgaris* einen N_2-Gehalt von nur 11,9 Proz.; nimmt man aber den gleichen N_2-Gehalt bei einem Druck von 17,5 Atmosphären an (entsprechend der beobachteten Tiefe), so würde dies einen N_2-Druck von mehr als 2 Atmosphären ergeben, der mithin mehr als $2^1/_2$mal so groß ist als der des Wassers. Nun ist allerdings zu bemerken (worauf, wie erwähnt, schon SCHLOESING und RICHARD hingewiesen haben, vgl. p. 167), daß der unter normalen Bedingungen tatsächlich vorhandene Gasgehalt in der Schwimmblase der Tiefseefische von dem gefundenen abweichen kann, weil eine Veränderung desselben während des immerhin einige Zeit beanspruchenden Aufholens nicht ausgeschlossen erscheint. Nimmt man an, daß hierbei unter dem Einfluß der kolossalen Spannung, der die Wand der Schwimmblase bei der zunehmenden Ausdehnung der Gase ausgesetzt wird, eine stärkere Resorption von Sauerstoff erfolgt, so könnte hierdurch ein höherer Prozentgehalt an Stickstoff vorgetäuscht werden, als er ursprünglich vorhanden war. Doch ist es angesichts der schon erörterten großen Langsamkeit der O_2-Resorption sehr unwahrscheinlich, daß durch eine solche Annahme der N_2-Gehalt selbst in den günstigsten Fällen erklärt werden könnte; völlig ausgeschlossen erscheint dies natürlich in solchen Fällen, wo wie beim Kilch die unter einem Druck von mehreren Atmosphären stehende Schwimmblase fast reinen Stickstoff enthält. Die bisher von HÜFNER (51) allein gemachte Annahme, daß der Wand der Schwimmblase auch die Fähigkeit einer Sekretion von Stickstoff zukomme, ist also für die meisten Fälle gar nicht zu umgehen.

4. Lokalisation und Mechanismus der Gassekretion und Gasresorption.

a) Gassekretion.

Schon die ältesten anatomischen Schilderer der Schwimmblase im 18. Jahrhundert (PERRAULT, KÖLREUTER, MONRO) haben die Vermutung ausgesprochen, daß die Gasausscheidung in der Schwimmblase mit den eigenartigen Blutgefäßverbreitungen in Beziehung stehe, die von DELAROCHE (31) zuerst eingehend beschrieben und als „rote Körper“ bezeichnet wurden. Während bei einem Teil der Fische die Schwimmblase lediglich ein diffuses Kapillarnetz aufweist, finden sich bei anderen eigentümliche lokalisierte Ansammlungen in Form von Wundernetzen, über welche das Epithel der Schwimmblase sich unverändert hinwegsetzt (ein solches Wundernetz ist dargestellt in Fig. 56, p. 181). Von diesen Bildungen, auf welche nach VINCENT und BARNES (138) der Ausdruck „rote Körper“ beschränkt bleiben sollte, sind die nur bei Fischen ohne Luftgang vorkommenden echten Drüsen zu unterscheiden, bei welchen sich das Schwimmblasenepithel in wahre Drüsenschläuche verwandelt hat (Fig. 50). Von den älteren Autoren werden auch diese reich vaskularisierten Gebilde unter der Bezeichnung „rote Körper“ miteingeschlossen.

Die Bedeutung der roten Körper und der Schwimmblasendrüsen für die Gasausscheidung ist vielfach diskutiert worden, stets jedoch nur auf Grund von anatomischen Untersuchungen. JAEGER (57) hat auf Grund des histologischen Befundes zahlreicher zerfallener Blutkörperchen in der Schwimmblasendrüse von *Sciaena aquila* die kühne Hypothese ausgesprochen, daß die Drüse ein Blutkörperchen zerstörendes Toxin absondert; durch den Zerfall des Oxyhämoglobins würde der daran gebundene Sauerstoff frei werden und einen hohen

Partiardruck erreichen, und so der Drüse ihre Verdichtungsarbeit erleichtern. Will man diese abenteuerliche Vorstellung, die lediglich auf einen — bei einem seit mehreren Jahren konservierten Präparate keineswegs besonders auffälligen — mikroskopischen Befund aufgebaut ist, überhaupt ernstlich in Diskussion ziehen, so genügt zu ihrer Widerlegung die von BOHR (20) hervorgehobene Tatsache, daß ein Dorsch von 1 kg Gewicht im Laufe von 6 Stunden leicht 10 ccm Sauerstoff zu sezernieren vermag, und daß während dieser Zeit alle Blutkörperchen und die gesamte Hämoglobinmenge zerstört und wieder neugebildet worden sein müßte (!).

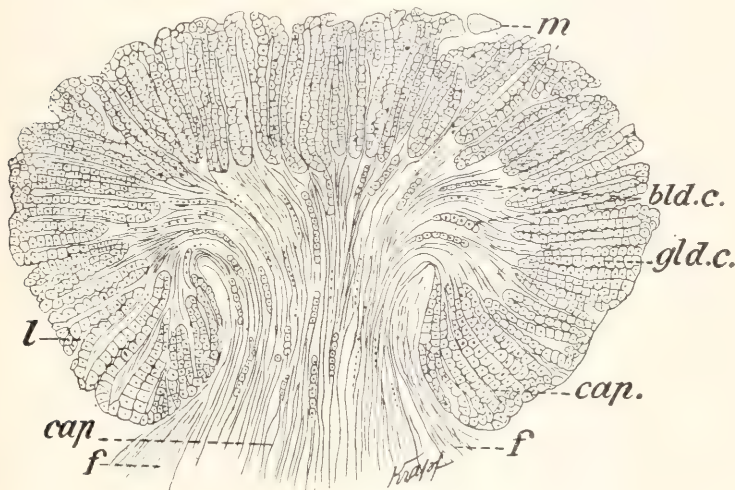


Fig. 50. Schwimmblase von *Molva vulgaris*. Vertikalschnitt durch ein Knötchen des roten Körpers (Drüse). *gldc* Drüsenepithel; *bldc* Blutkörperchen; *m* Schleimsekret der Drüsenschläuche; *l* Lumen der Drüsenschläuche; *cap* Kapillaren; *f* fibröses Gewebe. Vergrößerung 60-fach, reduziert auf $^9/_{10}$. (Nach VINCENT and BARNES, aus OPPEL, 96.)

Trotz ihrer augenfälligen Unhaltbarkeit hat die JAEGERsche Theorie bei den Morphologen mehrfach Anklang gefunden, so zuerst auch bei NUSBAUM (s. unten) und später bei WOODLAND (143), der bei verschiedenen Teleostiern eine neue, von der Gasdrüse selbst verschiedene Drüse aufgefunden haben will, deren Zellen um die venösen Blutgefäße des Wundernetzes der Gasdrüse herumliegen und aus dem Zerfall von Blutkörperchen herrührende rundliche Körner enthalten sollen, die durch einen besonderen Ausführungsgang abgeleitet würden. Die Zellen dieser Drüse sollen das von JAEGER ersonnene Toxin absondern, das in dem Wundernetz mit den roten Blutkörperchen in Kontakt käme, ehe diese das Gasdrüsenepithel erreichen, das dann den freigewordenen Sauerstoff absondern würde.

So naheliegend der Gedanke einer Beziehung zwischen den Blutdrüsen der Schwimmblase und der Gassekretion ist, so muß doch betont werden, daß, worauf schon RATHKE (113) hingewiesen hat, die Gassekretion auch bei Fischen erfolgt, welchen solche Drüsen fehlen. Auch MOREAU (87, p. 83) hat ausdrücklich hervorgehoben, daß die O_2-Produktion nicht an die Anwesenheit der roten Körper (im weiteren Sinne) geknüpft ist. Ja noch in neuerer Zeit haben VINCENT und BARNES (138) auf Grund der strukturellen Uebereins-

stimmung der Schwimmblasendrüsen mit den sonst zur Absonderung von flüssigen oder halbflüssigen Substanzen dienenden Organen die Annahme einer Gassekretion durch dieselben als unwahrscheinlich hingestellt; tatsächlich konnten sie stets ein feuchtes, mitunter recht reichliches, die Drüsen überziehendes Sekret nachweisen, das wahrscheinlich frei von Mucin war und ein Nucleo-Proteid enthielt.

Auf jeden Fall müssen wir dem Schwimmblasenepithel ganz allgemein die Fähigkeit der Gassekretion zuerkennen. Nun bestehen aber, wie die vergleichenden Untersuchungen von Frau Reis (115) dargetan haben, vielfache Uebergänge zwischen dem einfachen, die Schwimmblase auskleidenden Zylinderepithel und den „Gasdrüsen" in ihrer kompliziertesten Form, indem in manchen Fällen einfache tubulöse Ausstülpungen dieses Epithels vorhanden sind, die in anderen Fällen zu sich verästelnden Schläuchen auswachsen, welche, untereinander in Verbindung tretend, schließlich in der höchstdifferenzierten Form eine kompakte Zellmasse aufbauen, in der keine Tubuli mehr zu erkennen sind. Nach Frau Reis würde es sich hierbei um eine zunehmende Vervollkommnung des Drüsenorgans durch eine Vergrößerung der der Gasauscheidung dienenden Oberfläche handeln, indem bei der letztgenannten Form die Drüsenzellen unabhängig von besonderen Ausführungsgängen nach allen Richtungen Gas abzusondern vermögen, das durch die Lücken zwischen den Zellen, sowie zwischen diesen und den Bluträumen in das Lumen der Schwimmblase gelangen würde. Mit der Auffassung der Schwimmblasendrüsen als vervollkommneten Organen der ursprünglich einfach an das Epithel gebundenen Gassekretion würde in vollster Uebereinstimmung die Beobachtung von Moreau (87) stehen, daß bei Fischen ohne rote Körper die Sekretion (und auch Resorption) der Gase viel langsamer vor sich geht.

War die Fähigkeit des Schwimmblasenepithels und der Schwimmblasendrüsen, Gas zu sezernieren, bisher bloß ein logisches Postulat, so scheint in den aus neuester Zeit stammenden Untersuchungen von J. Nusbaum und seinen Schülern der direkte morphologische Nachweis und die genauere Verfolgung der Gassekretion in den Drüsenzellen gelungen zu sein. Bei dem großen Interesse, welches diese eigenartige und wunderbare Zelleistung wohl auch vom physiologischen Standpunkte aus beanspruchen kann, erscheint es vielleicht nicht unangebracht, diese morphologischen Untersuchungen hier mit etwas größerer Ausführlichkeit wiederzugeben.

In der ersten diesen Gegenstand behandelnden Arbeit untersuchten Bykowski und Nusbaum (26) die „Gasdrüse" der Schwimmblase von *Fierasfer Cuv.* Es gelang ihnen, hier zahlreiche Hohlräume in den Epithelzellen selbst aufzufinden, die sie als mit Gas gefüllt betrachten. Außer durch die Tätigkeit der Drüsenzellen selbst sollte (gemäß der Jaegerschen Hypothese, s. oben) auch in den Blutkapillaren eine Gasbildung vor sich gehen; sie sahen nämlich vielfach blind endigende Ausstülpungen von Blutkapillaren direkt in die Epithelzellen eindringen. Bei manchen waren nun in diesen Ausstülpungen zahlreiche zerfallene Blutkörperchen wahrnehmbar und, im Anschluß an diese, erweiterte, nach der Ansicht der Autoren gleichfalls mit Gas gefüllte Hohlräume, von denen einige durch enge Gänge mit dem Lumen der Schwimmblase kommunizierten; die Herkunft dieses Gases hat jedoch später (s. unten) eine abweichende Deutung erfahren.

In einer weiteren Arbeit haben REIS und NUSBAUM (117) die gewaltige Gasdrüse der Makropoden untersucht, welche eine sehr große Partie der Bauchseite der Schwimmblase einnimmt und in ein drüsiges Zylinderepithel übergeht, welches fast die ganze übrige Oberfläche der Schwimmblase auskleidet. An der am stärksten entwickelten Stelle hängt die Gasdrüse innig mit einem ansehnlichen, aus einem arteriellen und einem venösen Wundernetz bestehenden Gefäßpolster zusammen. Sie erscheint hier als ein Konvolut zahlreicher, in verschiedenen Richtungen verlaufender, sich verzweigender und mit ihren blinden Endigungen wieder zusammenwachsender Ausstülpungen. Die Drüsenzellen würden hauptsächlich ein gasförmiges Sekret absondern, das in Form kugelförmiger, im Schnitt völlig leer erscheinender Bläschen auftritt. Außerdem würden noch körnige, flockige Massen abgesondert, die jedoch gleichfalls mit der Gassekretion in Zusammenhang stehen sollen, ebenso wie die auch hier, wenn auch minder reichlich wie bei *Fierasfer*, in den Blutgefäßen der Gasdrüsen nachweisbare, als Zerfallsprodukt der roten Blutkörperchen gedeutete körnige Substanz. Die Absonderung des Gases erfolgt im Plasma der Drüsenzellen (auch der einfachen zylindrischen Schicht) in Form kleiner Bläschen, die zu größeren zusammenfließen und sich am häufigsten zwischen Kern und freier Zelloberfläche finden, welche letztere nicht selten durch sie gegen das Lumen der Schwimmblase vorgestülpt wird (Fig. 51 u. 52).

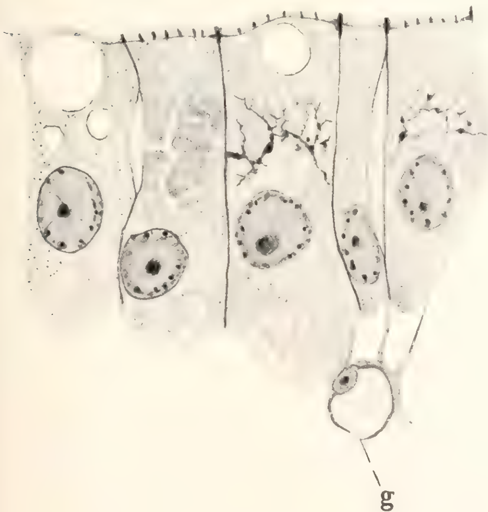


Fig. 51.

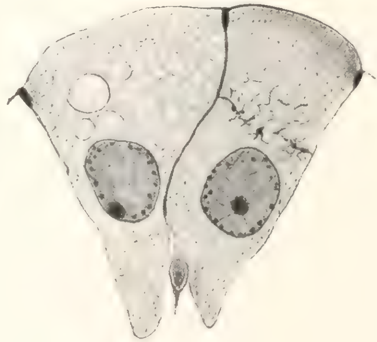


Fig. 52.

Fig. 51. Teil eines Querschnittes durch die zylindrische Epithelschicht der Gasdrüse des Großflossers. (Nach REIS und NUSBAUM, 117.) *g* Blutgefäß.

Fig. 52. Zwei zylindrische Zellen der Gasdrüse des Großflossers (Querschnitt). (Nach REIS und NUSBAUM, 117.)

Am genauesten aber konnten NUSBAUM und REIS (93, 94, 118, 119) den Vorgang der Gassekretion in der Schwimmblase von Ophididen beobachten (Fig. 53 u. 54). auch hier dringen wie bei *Fierasfer* die Kapillaren mit ihren blinden Enden bis in die einzelnen Zellen hinein, und zwar so tief, daß sie oft bis zum Zellkern reichen. In der ruhenden Zelle liegt in der Mitte des Plasmanetzes ein beinahe runder Kern mit kleinen Kernkörperchen; mit Beginn der Tätigkeit nimmt er eine gelappte Form an, das Plasmanetz zerfällt in einzelne, unregelmäßig auseinandergeworfene dicke Fäden und Körner (Fig. 53 *z*) und wird von Plasmaverdichtungen umgeben, welche

eine resistente Hülle um den körnigen Inhalt bilden (Fig. 53 *b*). Auf diese Weise entstehen Bläschen, deren Lumen sich durch allmähliche Zurückdrängung der Körner an die Peripherie bildet; die rundliche Form der Bläschen, der Mangel an irgendwelchem flüssigen Inhalt und die der Wand schließlich dicht anliegenden körnigen Residua sprechen dafür, daß hier infolge chemischer Veränderungen des Plasmas eine Gasabsonderung stattgefunden hat. Der weitere Prozeß der Gasausscheidung geht in der Weise vor sich, daß die Bläschen sich immer mehr an die Peripherie der Zellen zurückziehen, die Wand der Zellen ausstülpen (Fig. 54 *b*) und zum Teil auch in die perivaskulären Gänge (Fig. 54 *ib*) austreten, in denen sie in großer Zahl anzutreffen sind, so daß diese Gänge Ausführungsgänge der Drüse zu sein scheinen. Die Tätigkeit der Zelle ist oft nicht bloß auf einen Teil beschränkt, sondern der beschriebene Zerfall des Plasmas findet sehr oft in der ganzen Zelle statt; dann zerfällt der Kern in unzählbare Fragmente, und oft wird die ganze Zelle in einen Haufen dunkler Fäden und Körner verwandelt (Fig. 53 *zk*).

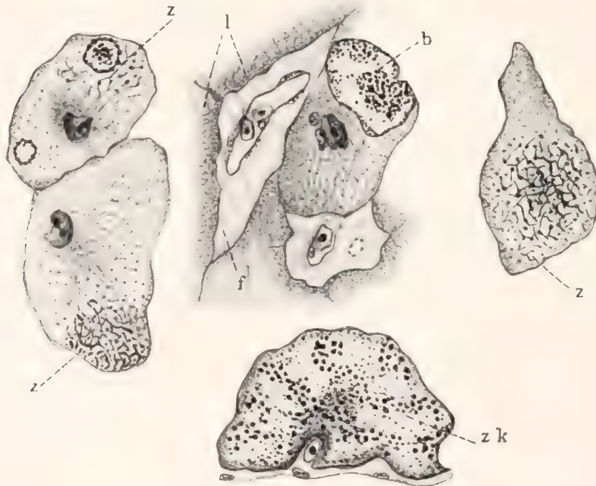


Fig. 53. Einzelne Zellen samt zwei Blutgefäßen aus der Gasdrüse des *Ophidium Broussonetti* J. Müll. (Querschnitt). (Nach Reis und Nusbaum, 118.) *b* Bläschen; *f* Fäden, welche die perivaskulären Räume überbrücken; *l* Teile der Nachbarzellen; *z* Zerfallsfäden; *zk* Zerfallskörner.

Diese Zerfallsprodukte, nach Reis und Nusbaum also Zwischenstufen auf dem Wege zum gasförmigen Endsekret, würden es sein, die Vincent und Barnes (s. oben) als Sekret der Schwimmblasendrüsen beschrieben haben, und ihre Angabe, daß es sich um eine ein Nucleo-Proteid enthaltende Substanz handle, würde mit der Beobachtung, daß sie zum großen Teile von dem Zerfall der Zellkerne herrühre, in vollem Einklang stehen. Das aus dem Zerfall der Zellsubstanz hervorgehende Gas, das sowohl den Sauerstoff wie den Stickstoff der Schwimmblase liefern würde, könne entweder direkt aus der Zelle in das Schwimmblasenlumen übertreten oder zum Teil durch besondere Ausführungsgänge, oder durch die perivaskulären Räume. Der in manchen Fällen beobachtete Zerfall von Blutkörperchen würde mit der Ernährung der Zellen in Zusammenhang stehen (?) und der Gasbildung indirekt zugute kommen. Zum mindesten wird also hier die Jaegersche Hypothese nicht mehr aufrecht erhalten.

Hüfner (51) hatte die Ansicht geäußert, daß die Gassekretion gewissermaßen die einfachste Form eines Sekretionsvorganges darstelle, weil hier nicht durch die chemische Arbeit der Zelle erst zu erzeugende, sondern im Blute bereits vorgebildete Stoffe durch die Arbeit eines Pumpwerks nach dem Lumen der Schwimmblase befördert würden. Allein mit dieser Anschauung ist für das Verständnis wenig gewonnen, weil wir für eine derartige Verdichtungsarbeit keinerlei Analogie zur Erklärung heranziehen können. Nach den Untersuchungen von Nusbaum und Reis würde diese Vorstellung auch gar nicht zutreffend sein, sondern die Gase würden einem teilweisen Zerfall der Zellsubstanz ihren Ursprung verdanken, also anscheinend ähnlich wie die Sekrete anderer Art aus einer in Form von Granuli (vgl. Fig. 53 *zk*) aufgespeicherten Vorstufe entstehen. Aber es fehlt zurzeit noch völlig an einem Verständnis des chemischen Vorganges, durch den bei dem Zerfall einer Substanz eine so beträchtliche Menge elementaren Sauerstoffs und Stickstoffs frei gemacht würde. Soweit wir aber auch von einem tieferen Einblick in den Vorgang der Gassekretion zweifellos noch entfernt sind, so erscheint doch durch die Untersuchungen von Nusbaum und seinen Schülern ein erster Anfang gegeben, durch dessen systematische Verfolgung unter Zuhilfenahme der physiologischen und chemischen Untersuchungsmethodik vielleicht weitere Aufklärungen zu erwarten wären.

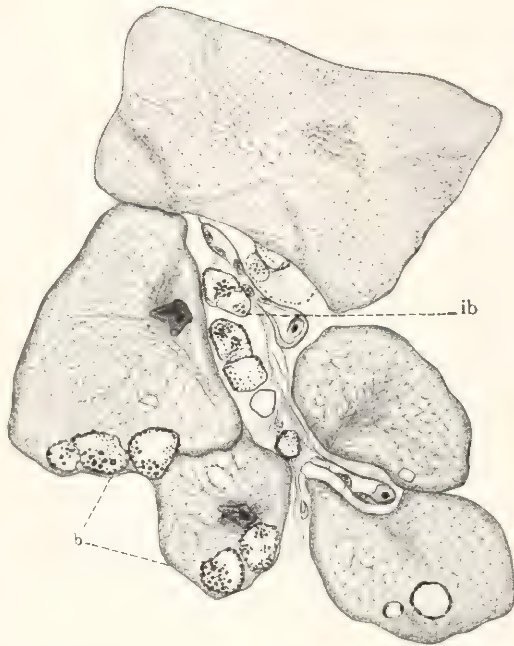


Fig. 54. Ein Teil eines Querschnitts durch die Epithelschicht der Gasdrüse des *Ophidium Broussonetti* J. Müll. (Nach Reis und Nusbaum, 118.) *b* Bläschen; *ib* Bläschen im perivaskulären Raume.

Den Untersuchungen von Nusbaum und seinen Schülern ist Jaeger (58) ebenso heftig wie grundlos entgegengetreten. Vor allem die gegen die Annahme einer in den Zellen selbst stattfindenden Gasbildung vorgebrachten theoretischen Einwände sind gar nicht ernst zu nehmen (so müßte nach ihm auf Grund physikalischer „Gesetze" die Gasbildung ein Ende finden, sobald der Gasdruck eine beträchtlichere Höhe erreicht hat, so sei es völlig ausgeschlossen, daß die Zellen den Sauerstoff, den sie selbst zur Atmung benötigen, ausscheiden, während sie ihn nach Jaegers eigener Annahme sollen „verdichten" können (!) u. dgl. m.), und es ist recht seltsam, wenn Jaeger den ersten Versuch, der in Wahrheit unternommen wurde, die Erscheinungen der Gassekretion an umfangreicherem Material systematisch

zu untersuchen, als eine Verdunkelung der „bereits gewonnenen Klarheit" (!) bezeichnet.

Die Geschichte der morphologischen Erforschung der Gassekretion ist überhaupt recht lehrhaft. Seit Jahrzehnten wird über diese Sekretion herumgeschrieben, aber unter all den Forschern, die sich vom morphologischen Gesichtspunkte aus mit ihr beschäftigten, ist bisher auch nicht ein einziger auf den — man sollte doch meinen — selbstverständlichen Gedanken gekommen, die längst gesicherten Resultate der physiologischen Forschung zu verwerten und die Schwimmblasenwand durch experimentell erzeugte Druckherabsetzung oder -vermehrung zur Gassekretion oder Gasresorption künstlich anzuregen und die histologische Untersuchung in diesem Zustande durchzuführen. Fürwahr ein ebenso drastisches wie betrübendes Beispiel, wie sehr die „Arbeitsteilung" in morphologische und physiologische Forschung die Behandlung von Problemen zu erschweren vermag!

b) Gasresorption.

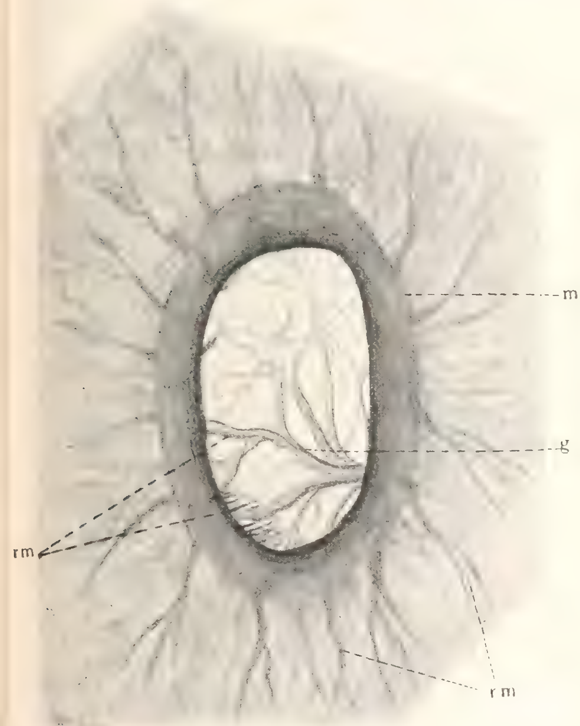
Ebensowenig wie über den Mechanismus der Gassekretion ist über jenen der Gasresorption in geschlossenen Schwimmblasen völlige Klarheit geschaffen. Doch sind auch hier in neuerer Zeit strukturelle Besonderheiten bekannt geworden, welche einen Anhaltspunkt dafür bieten, in welcher Richtung dieser Mechanismus zu suchen ist. Es ist das Verdienst von Jaeger (57), zuerst (bei *Lucioperca* und *Sciaena*) auf eine eigenartige, scharf lokalisierte Verdünnung in der Wand der Schwimmblase aufmerksam gemacht zu haben, die er wegen ihrer ovalen Form als „Oval" bezeichnete. An dieser Stelle wird das hier sehr dichte Blutgefäßnetz der Schwimmblase lediglich von dem dünnen Epithel überzogen, während ringsum zirkuläre Muskelfasern zur Bildung eines Sphincters zusammentreten. Auf Grund dieser morphologischen Struktur sprach Jaeger die Hypothese aus, daß dieses Oval das Resorptionsorgan der geschlossenen Schwimmblasen darstelle, indem die bloß an dieser Stelle für Gase permeable Wand, je nach dem Kontraktionszustande des Sphincters, dem Gasaustausch mit dem Blutgefäßnetz freigegeben oder aber gegen einen solchen gesperrt werde, wobei im letzteren Falle durch besonders angeordnete Muskelzüge auch noch eine Abklemmung der Gefäße erfolgen würde.

Die Angaben Jaegers wurden von Nusbaum und Reis (93, 94, 118, 119) bestätigt und erweitert. Nach diesen besteht die Schwimmblasenwand in der Umgebung des Ovals (bei *Lucioperca*, Fig. 55) aus einer dünnen äußeren, einer mittleren gefäßreichen und einer inneren von zahlreichen elastischen Fasern und Muskelbündeln durchsetzten Membran, welche von Plattenepithel überzogen wird (Fig. 57). Innerhalb des Ovals besteht die Wand dagegen nur aus der äußeren und der mittleren Schicht, während die innere fehlt, indem sich das Epithel direkt über das dichte Wundernetz (Fig. 56) fortsetzt. Die Umgrenzung des Ovals wird von Elementen der inneren Schicht gebildet, deren Muskelfasern zu einem ringförmigen Sphincter zusammentreten. Außerdem sind aber auch radiäre Muskelfasern nachweisbar, welche offenbar dem Sphincter antagonistisch wirken (Fig. 55 u. 57).

Die Funktionsweise des Ovals wird in sehr klarer Weise durch das von Nusbaum (93) gegebene Schema der Fig. 57 veranschaulicht: durch die Kontraktion des Sphincters (1) wird das Oval geschlossen, indem die dicke, mit elastischen und Muskelfasern versehene und infolgedessen für die Gase undurchgängige Membran darüber zu-

sammengezogen wird (4), während bei Kontraktion der Radiärfasern (2) das Oval eröffnet und so dem Gasaustausch mit dem darunter befindlichen Gefäßnetz zugänglich gemacht wird (3); die JAEGERsche Annahme einer besonderen Durchgängigkeit des Schwimmblasenepithels an dieser Stelle wäre danach überflüssig.

Bei lebenden Individuen findet nach REIS und NUSBAUM (118) die Erweiterung des Ovals unmittelbar nach Eröffnung der Schwimmblase statt; wenn man aber den Fisch durch einen Schlag tötet und seine Blase erst nach einer Stunde untersucht, dann geht der Prozeß infolge



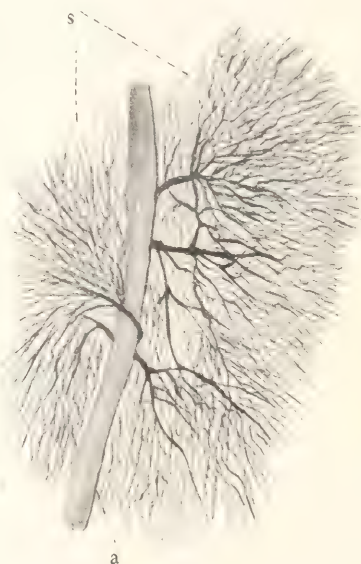


Fig. 55. Fig. 56.

Fig. 55. Das Oval von *Lucioperca sandra*; nach Abtrennung der äußeren Membran wurde die innere im Flächenbilde ausgebreitet (nach REIS und NUSBAUM, 118). *m* **zirkuläre Muskelbündel, welche den Saum bilden**; *g* Blutgefäße; *rm* radiäre Muskeln; *rm'* **Radiärmuskeln, die sich an die Wände der Blutgefäße anheften.**

Fig. 56. Das Wundernetz im Oval von *Perca fluviatilis*. *a* arterielles Hauptgefäß, *s* **Kapillaren.** Nach einem injizierten Präparat von Frau REIS, aus NUSBAUM, 93.

des Erlahmens der Nerventätigkeit viel langsamer vor sich. So konnte das Oval einigemal gänzlich gesperrt angetroffen werden; erst nach 2 Minuten erweiterte es sich zu 1 mm Durchmesser, und erst nach 30 Minuten hatte es sein Größenmaximum von 3 cm Längsdurchmesser (bei Individuen von 25 cm Länge) erreicht. Daß also das Oval in der angegebenen Weise verschlossen und geöffnet werden kann, ist durch direkte Beobachtung festgestellt; ob dieser Vorgang mit einer Resorption der Gase in Zusammenhang steht, wäre allerdings noch

experimentell zu erweisen, darf aber wohl als sehr wahrscheinlich betrachtet werden.

Nach Jaeger würden Oval und Ductus pneumaticus vikariierende Organe sein, indem alle geschlossenen Schwimmblasen, bei denen also eine Gasabgabe durch einen Luftgang unmöglich ist, über ein als Resorptionsorgan fungierendes Oval verfügen würden. Nach Reis und Nusbaum (118) würden bei geschlossenen Schwimmblasen jedoch auch andere Vorrichtungen zu beobachten sein. Während z. B. *Ophidium Broussonetti* ein Oval besitzt, findet sich bei *Ophidium Rochii* statt dessen ein Organ in Form eines am hinteren Ende der Schwimmblase gelegenen Kegels, der durch Muskelwirkung entweder in das Schwimmblasenlumen hineingeschoben oder aus diesem zurückgezogen werden kann, wodurch der Fassungsraum eine Verkleinerung, bzw. Vergrößerung und der Gasinhalt demgemäß eine Verdichtung oder Verdünnung erfahren würde. Auch Joh. Müller (90) hat, wie schon früher erwähnt, bei verschiedenen Fischen Vorrichtungen zur Veränderung des Schwimmblasenvolumens beschrieben. Es erscheint aber wenig glaubhaft, daß diesen mit mechanischen Vorrichtungen versehenen Schwimmblasen ein die Resorption von Gasen ermöglichendes Organ völlig fehlen sollte. Auch die Erscheinung der Gasresorption bietet also der experimentellen Forschung noch ein weites, bisher kaum begangenes Feld.

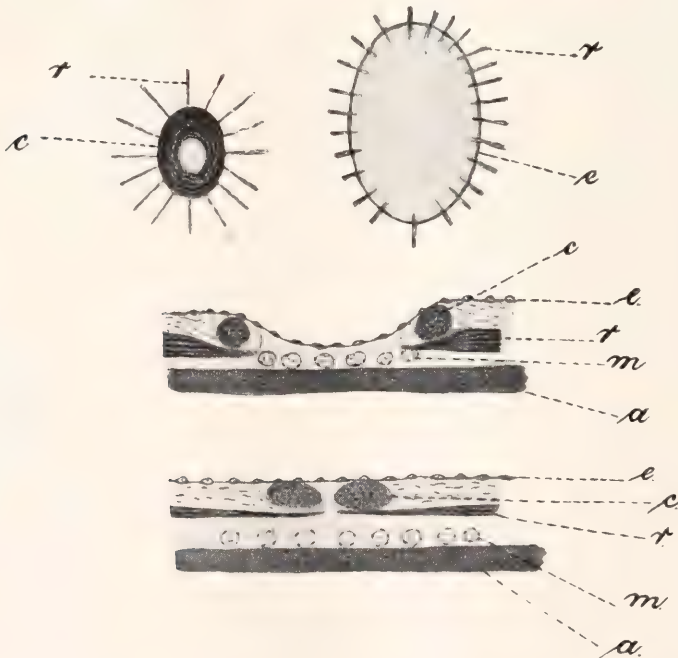


Fig. 57. Schema zur Erläuterung des Baues des Ovals im geöffneten und geschlossenen Zustande. (Nach Nusbaum, 93.) 1 geschlossenes Oval, von der Fläche gesehen, 2 dasselbe im geöffneten Zustande, 3 Querschnitt durch das geöffnete Oval, 4 Querschnitt durch das geschlossene Oval. *c* zirkuläre glatte Muskelfasern der inneren Schicht, die samt elastischen zirkulären Fasern den Ovalsaum bilden, *r* radiäre glatte Muskelfasern derselben Schicht, *e* Epithel an der Innenfläche des Ovals, *m* mittlere, aus dem Kapillargefäßapparat (Wundernetz) bestehende Schicht, *a* äußere, derbe Schicht.

D. Die Blutgase.

Ueber die Blutgase der Fische liegen bisher nur wenige sehr unzureichende Angaben vor. Die ersten finden sich in einer Mitteilung von JOLYET (61) und in der großen Respirationsarbeit von JOLYET und REGNARD (62, p. 597). JOLYET fand in einem Versuche beim Aal das maximale von dem Blut aufgenommene O_2-Volumen (vermutlich bei O_2-Sättigung) zu 9 Proz. JOLYET und REGNARD fanden bei Untersuchung des Blutes der Kiemenarterie eines Aales in 100 ccm Blut: 3,7 ccm O_2, 2,0 ccm N_2 und 33,0 ccm CO_2; bei Sättigung des Blutes mit Sauerstoff ergab sich als maximaler O_2-Gehalt 7—9 Proz., also etwa $^1/_3$—$^1/_4$ der vom Säugetierblut gebundenen O_2-Menge.

MONTUORI (83) hat im Blute einiger Seefische (*Labrus turdus* und verschiedene Selachier) den sogenannten „beweglichen", d. h. durch Natriumhydrosulfit dem Blute entziehbaren Sauerstoff bestimmt, dessen Menge hinter der mit der Pumpe extrahierbaren zurückbleiben soll. Er fand Werte zwischen 2,88 und 5,10 Proz.; bei Erwärmung der Tiere sank seine Menge stark ab. Die über die Bedeutung dieser Erscheinung geäußerten Anschauungen haben rein hypothetischen Wert.

Es scheint, daß Fische auf Kosten des rein physikalisch gebundenen Sauerstoffs zu leben vermögen, da dies nach einigen Versuchen von KUNKEL (68) und PAASCH (97) bei so hohem Kohlenoxyddruck der Umgebung der Fall ist, daß die chemische O_2-Bindung kaum in Betracht kommen dürfte.

Ueber die Spannung der Blutgase liegen bisher nur einige aus neuester Zeit stammende Angaben von P. TRENDELENBURG (137) vor, der nach dem KROGHschen mikrotonometrischen Verfahren einige Bestimmungen des O_2-Druckes in dem der Kaudalarterie entnommenen Blute von *Scyllium canicula* und *Sc. stellata* ausgeführt hat. Da das Blut eine so starke O_2-Zehrung aufwies, daß bei Zimmertemperatur innerhalb 1 Stunde fast die Hälfte und nach 3 Stunden fast der ganze Sauerstoff des Blutes aufgezehrt war, wurde zur Unterdrückung der Atmung der Blutkörperchen, auf welcher diese Erscheinung beruhte, dem Blute ein wenig Cyankalilösung zugesetzt. Die unter diesen Bedingungen gefundenen Werte, verglichen mit dem O_2-Druck des umgebenden Wassers, sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

O_2-Druck in % Atm.			O_2-Druck in % Atm.			
im Seewasser	im Blute		im Seewasser	im Blute		
20,0	16,8	bei starker Zirkulation des Wassers in dem den Fisch enthaltenden Glaszylinder	18,3	16,9	einige Minuten	ohne Zirkulation des Wassers in dem Fischbehälter
19,5	17,6		17,9	16,4		
19,7	16,2		16,7	12,6		
20,0	16,4		13,0	21,9		
19,3	18,9		7,3	4,8	10 Min.	

Die Erwägungen, die der Verfasser an diese Versuche anknüpft, sind vollkommen irrig. Er vergleicht augenscheinlich die O_2-Tension des umgebenden Wassers mit derjenigen der Alveolarluft der Lungenatmer und schließt aus der im Mittel 15 Proz. betragenden Differenz zwischen dem O_2-Druck des Wassers und dem des Blutes auf eine unvollständige Arterialisierung und mithin Unvollkommenheit des (jedenfalls durch Diffusion arbeitenden) Atmungsapparates, die nach ihm mög-

licherweise durch das rasche Strömen des Blutes durch die Kiemenkapillaren bedingt wäre. TRENDELENBURG hat nicht bedacht, daß das Wasser bei seinem Durchgange durch die Kiemen einen beträchtlichen Teil seines Sauerstoffs einbüßt, dessen Druck daher kontinuierlich absinkt. Tatsächlich findet sich auch die höchste prozentische Differenz der O_2-Drucke von 34,3 im letzten Versuche, wo infolge des geringen O_2-Gehaltes des Wassers dieses offenbar den größten Teil seines Sauerstoffs bei seinem Durchgange durch die Kiemen eingebüßt haben muß. Der im Durchschnitt für die Diffusion maßgebende O_2-Druck ist nicht der des Inspirationswassers, sondern das Mittel der O_2-Drucke des In- und Exspirationswassers. Diesen Mittelwert und nicht die O_2-Tension des umgebenden Wassers hätte TRENDELENBURG bestimmen müssen, um über die Vollkommenheit des Atmungsapparates und die bei seiner Funktion wirksamen Kräfte Aufschluß zu erhalten. Legt man die Schätzung WINTERSTEINS zugrunde, nach welcher der O_2-Gehalt des Wassers bei seinem Durchgange durch die Kiemen um etwa 20—30 Proz. abnimmt (vgl. p. 140), mithin der mittlere O_2-Druck des die Kiemen umspülenden Wassers etwa 10—15 Proz. niedriger ist als der des Außenwassers, so illustrieren auch TRENDELENBURGS Versuche auf das deutlichste die zu Eingang dieses Kapitels betonte hohe Vollkommenheit des Atmungsapparates der Fische.

Eine direkte Bestimmung der CO_2-Tension des Blutes wurde bisher nicht ausgeführt. Doch hat schon vor langer Zeit ZUNTZ (146) in scharfsinniger Weise die Beobachtungen BAUMERTS dazu verwendet, eine Vorstellung von der Spannung der Blutgase beim Schlammpeitzger zu gewinnen: BAUMERT hat, wie früher erwähnt (vgl. p. 145), auch einige Versuche angestellt, in welchen er diese Fische an der Luftatmung verhinderte und dann die Luft, die einige Stunden im Darm verweilt hatte, analysierte. Da nun unter diesen Bedingungen ein Ausgleich der Spannungen der Blutgase und der Darmgase eingetreten sein muß, so geben die Resultate der Analysen auch die Gasspannung des die Darmwand durchfließenden Blutes wieder. Dieses würde danach eine CO_2-Spannung von 0,05—2,64 Proz. und eine O_2-Spannung von 6,29—8,12 Proz. aufweisen. (Doch lassen die O_2-Werte wegen der mit einer Störung der O_2-Aufnahme verbundenen Versuchsbedingungen wohl keine Schlußfolgerung auf das normale Verhalten zu.) In völliger Uebereinstimmung damit steht, worauf gleichfalls bereits ZUNTZ hingewiesen hat, der meist sehr niedrige CO_2-Gehalt der Schwimmblase (wenige Prozent, oft nur Bruchteile eines solchen oder kaum nachweisbare Spuren), der jedenfalls auch dafür spricht, daß die CO_2-Tension des Blutes bei den Fischen ebenso wie bei den übrigen Wassertieren im allgemeinen eine sehr niedrige sein muß (vgl. Allgemeinen Teil).

Literatur.

Fische.

1. ***Agar, W. E.,*** *On the appearance of vascular filaments on the pectoral fin of Lepidosiren paradoxa. Anat. Anz., Bd. 33 (1908), p. 27.*
2. ***Babák, E., und Dědek, B.,*** *Zur Frage über das Zustandekommen der Atembewegungen bei Fischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 1.*
3. — — *Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süßwasserfischen. Pflügers Arch., Bd. 119 (1907), p. 483.*
4. — *Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitidinen und Betrachtung über die Phylogenese derselben. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907), p. 697.*

5. **Babák, E.**, *Ueber die provisorischen Atemmechanismen der Fischembryonen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 25 (1911), p. 370.*
6. **v. Baer, K. E.**, *Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische, Leipzig 1835, p. 33.*
7. **Baglioni, S.**, *Der Atmungsmechanismus der Fische. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1907), p. 177.*
8. — *Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Ebenda, Bd. 8 (1908), p. 1.*
9. **Baumert, M.**, *Chemische Untersuchungen über die Respiration des Schlammpeizgers (Cobitis fossilis), Heidelberg 1852.*
10. **Beaufort, L. de**, *Die Schwimmblase der Malacopterygii. Morph. Jahrb., Bd. 39 (1909), p. 526 (591).*
11. **Bert, P.**, *Sur la raison pour laquelle certains poissons vivent plus longtemps à l'air que certains autres. Compt. rend. Soc. Biol., (4) T. 5 (1868), p. 49.*
12. — *Recherches sur la respiration des poissons. Ebenda, (5) T. 1 (1869), p. 330.*
13. — *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*
14. **Biot, M.**, *Sur la nature de l'air contenu dans la vessie natatoire des poissons. Mém. de Physique et de Chimie d. l. Soc. d'Arcueil, T. 1 (1807), p. 252; übers. in Gilberts Ann. d. Physik, Bd. 26 (1807), p. 454.*
15. **Bischof**, *Untersuchung der Luft, welche die Fischart Cobitis fossilis von sich gibt. Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 22 (1818), p. 78.*
16. **Bjeletzky**, *Zur Physiologie der Schwimmblase. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1885), p. 639 (Referat).*
17. **Boas, J. E. V.**, *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 7 (1882), p. 488.*
18. **Böhme, R.**, *Ueber den Luftatmungsapparat eines sumatranischen Welses. Mitt. d. Naturf. Ges. Bern a. d. J. 1904, p. VI; Ueber den Intestinaltractus von Clarias melanoderma Bleeker. Inaug.-Diss. Bern 1904.*
19. **Bohr, Chr.**, *Sur la sécretion de l'oxygène dans la vessie natatoire des poissons. Compt. rend. Acad., T. 114 (1892), p. 1560. — The influence of section of the vagus nerve on the disengagement of gases in the air-bladder of fishes. Journ. of Physiol., Vol. 15 (1894), p. 494.*
20. — *Blutgase und respiratorischer Gaswechsel. Nagels Handb. d. Physiol., Bd. 1 (1905), p. 165.*
21. **Bounhiol, J. P.**, *Recherches expérimentales sur la respiration aquatique. II. La respiration des poissons marins etc. Bull. scientif. d. l. France et d. l. Belgique, T. 39 (1905), p. 227; kurz mitgeteilt in: Mesures respiratoires sur les poissons marins. Compt. rend. Acad., T. 146 (1905), p. 60.*
22. **Boyle, R.**, *New pneumatical experiments about respiration. Philos. Transact., 1670, p. 2011.*
23. **Brodbelt, F. R.**, *On the elastic fluid contained in the air-vessels of fish. Journ. nat. Philos., Vol. 1 (1797), p. 264.*
24. **Budgett, J. S.**, *Observations on Polypterus and Protopterus. Proc. Cambridge philos. Soc., Vol. 10 (1900), p. 236.*
25. — *On the breeding habits of some West-African fisches etc. Transact. Zool. Soc. London, Vol. 16 (1903), p. 115.*
26. **Bykowski, L.**, und **Nusbaum, J.**, *Beiträge zur Morphologie des parasitischen Knochenfisches Fierasfer Cuv. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, Math.-naturw. Kl., 1904, p. 409.*
27. **Calugareanu, D.**, *Die Darmatmung von Cobitis fossilis. 1. Mitt. Pflügers Arch., Bd. 118 (1907), p. 42; 2. Mitt., ebenda, Bd. 120 (1907), p. 425.*
28. **Chlopin**, und **Nikitin**, *Eine Untersuchung über die Verunreinigung der Flüsse durch Naphtaprodukte etc. Wratsch, Bd. 19 (1898), p. 1497; Internat. Revue f. Fischerei u. Fischzucht, 1899, No. 2 u. 3 (zit. nach Kupzis, 69).*
29. **Configliachi, P.**, *Sull' analisi dell' aria contenuta nella vescica natatoria dei pesci, Pavia 1809. (Zum Teil übers. in: Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 1 (1811), p. 137.)*
30. **Day, F.**, *Observations on some of the freshwater fishes of India. Proc. Zool. Soc. London, 1868, p. 274.*
31. **Delaroche, F.**, *Observations sur la vessie aérienne des poissons. Ann. du Muséum d'hist. nat., T. 14 (1809), p. 184, 245.*
32. **Dobson, G. E.**, *Notes on the respiration of some species of Indian freshwater fishes. Proc. Zool. Soc. London, 1874, p. 312.*
33. **Duncan, C.**, und **Hoppe-Seyler, F.**, *Beiträge zur Kenntnis der Respiration der Fische. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 17 (1893), p. 165.*
34. **Duvernoy**, *Appareil pulmonaire du Gymnarchus niloticus. Ann. Sc. nat., (3) Zool., T. 20 (1853), p. 151, 154.*

35. **Edwards, W. F.**, *De l'influence des agens physiques sur la vie, Paris 1824.*
36. **Erman, A.**, *Untersuchungen über das Gas in der Schwimmblase der Fische und über die Mitwirkung des Darmkanals zum Respirationsgeschäfte bei der Fischart Cobitis fossilis. Gilberts Ann. d. Phys., Bd. 30 (1808), p. 113.*
37. — *Verzeichnis von Tieren und Pflanzen, welche auf einer Reise um die Erde gesammelt wurden, Berlin 1835 (zit. nach Hüfner, 51).*
38. **Fischer, G.**, *Versuch über die Schwimmblase der Fische, Leipzig 1795, p. 69.*
39. **Fleischl, E. v. Marxow**, *Eine bisher unbekannte Wirkung des Herzschlages. Festschrift für C. Ludwig, Leipzig 1886; auch in: Ges. Abhandl., Leipzig 1893, p. 135.*
40. **Flourens, P.**, *Le mécanisme de la respiration des poissons. Mém. d'Anat. et de Physiol. comparées, Paris 1844, p. 75.*
41. **Fredericq, L.**, *Sur la physiologie de la branchie. Arch. Zool. expér., (2) T. 9 (1891), p. 117. — Sur la perméabilité de la membrane branchiale. Bull. Acad. Roy. Belg., 1901, p. 68. — Sur la concentration moléculaire du sang et des tissus chez les animaux aquatiques. Arch. de Biol., T. 20 (1904), p. 709.*
42. **Gage, S. H.**, *The comparative physiology of respiration. Nature, Vol. 46 (1892) p. 598.*
43. **Gréhant, N.**, *Recherches physiologiques sur la respiration des poissons. Ann. d. Sc. nat., (5) Zool., T. 12 (1869), p. 371; Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 7 (1870/1), p. 213; Compt. rend. Acad., T. 74 (1872), p. 621.*
44. — et **Picard**, *De l'asphyxie et de la cause des mouvements respiratoires chez les poissons. Compt. rend. Acad., T. 76 (1873), p. 646.*
45. **Grigorian, C.**, *Beitrag zur Kenntnis der Luftatmungsorgane der Labyrinthici und der Ophiocephaliden. Zool. Anz., Bd. 23 (1900), p. 161. — Die Luftatmung der Fische. Mitt. Freunde d. Naturw. etc. Moskau, Bd. 98 (1901), p. 14 (russisch; zit. nach Zool. Ctbl., Bd. 9 (1902), p. 218).*
46. **Guyénot, E.**, *Les fonctions de la vessie natatoire des poissons Téléostéens. Bull. scient. France et Belgique, T. 43 (1909), p. 203. (Zahlreiche Literaturangaben.)*
47. **Haddon, A. C.**, *Caudal respiration in Periophthalmus. Nature, Vol. 39 (1889), p. 285.*
48. **Henninger, G.**, *Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 25 (1908), p. 251.*
49. **Hofer, B.**, *Handbuch der Fischkrankheiten, München 1904, p. 158.*
50. **Hüfner, G.**, *Ueber das Gesetz der Dissociation des Oxyhämoglobins und über einige daran sich knüpfende Fragen aus der Biologie. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1890, p. 1.*
51. — *Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasengase. Ebenda, 1892, p. 54.*
52. **Humboldt, Al. de**, et **Bonpland, A.**, *Voyage aux régions équinoxiales du nouveau continent, Paris 1814, T. 1, p. 206.*
53. **Hyrtl, J.**, *Ueber eine neue Rippenart und über das Labyrinth von Polyacanthus Hasselti. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-natw. Kl., Bd. 21 (1863), p. 11.*
54. — *Anatomische Mitteilungen über Mormyrus und Gymnarchus. Ebenda, Bd. 12 (1856), p. 1.*
55. — *Ueber das Labyrinth und die Aortenbogen der Gattung Ophiocephalus. Sitz.-ber. Wien. Akad., Math.-natw. Kl., Bd. 10 (1853), p. 148. — Zur Anatomie von Saccobranchius singio C. V. Ebenda, Bd. 11 (1854), p. 302.*
56. **Jacobs, Chr.**, *Ueber die Schwimmblase der Fische. Inaug.-Diss. Tübingen, 1898.*
57. **Jaeger, A.**, *Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Pflügers Arch., Bd. 94 (1903), p. 65 (mit umfangreichen Literaturangaben); Zusammenfassung auch in: Die Physiologie der Schwimmblase der Fische. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904), p. 129.*
58. — *Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Anat. Anz., Bd. 29 (1906), p. 683. — Erwiderung auf die . . . Entgegnung von Frau Reis und Herrn Nusbaum: Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Ebenda, Bd. 30 (1907), p. 588.*
59. **Jobert**, *Recherches pour servir à l'histoire de la respiration chez les poissons. Ann. d. Sc. nat., (6) Zool., T. 5 (1877), Art. 8; auch: Compt. rend. Acad., T. 84 (1877), p. 309.*
60. — *Recherches pour servir à l'histoire de la respiration chez les poissons. Ann. d. Sc. nat., (6) Zool., T. 7 (1878), Art. 5; vgl. auch: Compt. rend. Acad., T. 87 (1878), p. 935.*
61. **Jolyet, F.** *Contributions à l'étude de la physiologie comparée du sang des vertébrés ovipares. Gaz. médic. de Paris, Ann. 45, (4) T. 3 (1874), p. 381.*
62. — et **Regnard, P.**, *Recherches physiologiques sur la respiration des animaux aquatiques. Arch. de Physiol. norm. et path., (2) T. 4 (1877), p. 44, 584.*

63. **Jordi (Kronecker),** *On the causes of asphyxia. Proc. Physiol. Soc.; Journ. of Physiol., Vol. 15 (1894), p. XXI.*

64. **Kerr, G.,** *The external features in the development of Lepidosiren paradoxa Fitz. Philos. Transact. Roy. Soc. London (B), Vol. 192 (1900), p. 299.*

65. **König, J.,** *und* **Hünnemeier, B.,** *Ueber den niedrigsten für das Leben der Fische notwendigen Sauerstoffgehalt des Wassers. Ztschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel, Jahrg. 4 (1901), p. 385.*

66. **Krogh, A.,** *Some experiments on the cutaneous respiration of vertebrate animals. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 16 (1904), p. 348.*

67. **Krukenberg, C. Fr. W.,** *Bedenken gegen einige aus neueren Untersuchungen über den Gaswechsel bei Fischen und bei Wirbellosen gezogene Schlußfolgerungen. Vergl.-physiol. Studien, 1. Reihe, 1. Abt. (1881), p. 160.*

68. **Kunkel, A.,** *Die Wirkung des Kohlenoxyds auf kaltblütige Tiere. Beitr. z. Physiol., Festschr. f. A. Fick, Braunschweig 1899, p. 53.*

69. **Kupzis, J.,** *Ueber den niedrigsten für das Leben der Fische notwendigen Sauerstoffgehalt des Wassers etc. Ztschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel, Jahrg. 4 (1901), p. 631.*

70. **Lereboullet, A.,** *Anatomie comparée de l'appareil respiratoire, Strasbourg 1838, p. 151.*

71. **Leydig, F.,** *Einige histologische Beobachtungen über den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis). Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol., 1853, p. 3.*

72. **Link, E.,** *Ueber eine in der Haut von Fischen parasitisch lebende grüne Alge. Zool. Anz., Bd. 37 (1911), p. 506.*

73. **Lombroso, U.,** *Ueber den Ursprung der Atembewegungen der Fische. Pflügers Arch., Bd. 125 (1908), p. 163.*

74. **Lorent, H.,** *Ueber den Mitteldarm von Cobitis fossilis. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 15 (1878), p. 429.*

75. **Lupu, H.,** *Note sur le Cobitis fossilis. Ann. scient. de l'Univ. de Jassy, 1907 (zit. nach Calugareanu, 27).*

76. — *Nouvelles contributions à l'étude de la respiration intestinale du Cobitis fossilis. Ebenda, T. 5 (1908), p. 302.*

77. **Mark, E. L.,** *Studies on Lepidosteus. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge, Vol. 19 (1890), p. 1.*

78. **Maurer, F.,** *Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische. Morph. Jahrb., Bd. 9 (1884), p. 229.*

79. **Mc Donnel, R.,** *Notiz über Lepidosiren annectens. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 10 (1860), p. 409.*

80. **Meyer, P. E.,** *Die Kiemenhöhle und das Kiemengerüst bei den Labyrinthfischen. Inaug.-Diss. Bern, 1904.*

81. **Milne-Edwards,** *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. 2, Paris 1857.*

82. **Monro, A.,** *Vergleichung des Baues und der Physiologie der Fische mit dem Bau des Menschen und der übrigen Tiere; a. d. Engl. übers. v. J. G. Schneider, Leipzig 1787, p. 5.*

83. **Montuori, A.,** *Le variazioni dell'ossigeno mobile nel sangue degli animali riscaldati. Gazz. internaz. di Medic., Anno 9 (1906).*

84. **Moreau, F. A.,** *Sur l'air de la vessie natatoire des poissons. Compt. rend. Acad., T. 57 (1863), p. 37, 816.*

85. — *De l'influence de la section du grand sympathique sur la composition de l'air de la vessie natatoire. Compt. rend. Acad., T. 60 (1865), p. 405.*

86. — *Sur le rapport qui existe entre la composition chimique de l'air de la vessie natatoire et la profondeur à laquelle sont pris les poissons. Compt. rend. Acad., T. 79 (1874), p. 1134.*

87. — *Recherches physiologiques sur la vessie natatoire. Mémoires de Physiologie, Paris 1877, p. 1; dasselbe in: Ann. d. Sc. nat., (6) Zool., T. 4 (1876).*

88. — *Considérations générales. § 4. Mémoires de Physiologie, Paris 1877, p. 193.*

89. **Müller, J.,** *Ueber Nebenkiemen und Wundernetze. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol., 1840, p. 101.*

90. — *Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Physik. Abhandl. d. K. Akad. d. Wiss. z. Berlin, 1843, p. 109.*

91. **Needham, G.,** *Disquisitio anatomica de formato foetu, Londini 1667, p. 155.*

92. **Noé, J.,** *Variation avec l'habitat de la résistance des poissons à l'asphyxie dans l'air. Compt. rend. Soc. Biol., T. 45 (1893), p. 1049.*

93. **Nusbaum, J.,** *Zur Histologie der tätigen Gasdrüse und des Ovals bei den Teleostiern. Anat. Anz., Bd. 31 (1907), p. 169.*

94. **Nusbaum, J.,** *und* **Reis, K.,** *Beiträge zur Anatomie und Physiologie des sogenannten Ovals in der Schwimmblase der Fische. Anz. d. Akad. d. Wiss. z. Krakau, math.-natw. Kl., 1905 (1906), p. 778.*
95. **Orsenigo, L.,** *Resistenza di alcuni pesci d' aqua dolce alla diminuzione del contenuto in ossigeno dell'acqua. Rend. R. Ist. Lomb. Sc. e Lett., Ser. 2. Vol. 43 (1910), p. 679.*
96. **Oppel, A.,** *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, 6. Teil, Atmungsapparat, Jena 1905.*
97. **Paasch, K.,** *Einwirkung des Kohlenoxyds auf Kaltblüter. Inaug.-Diss. Würzburg, 1901.*
98. **Packard, W. H.,** *On resistance to lack of oxygen and a method of increasing this resistance. Amer. Journ. Physiol., Vol. 15 (1905/6), p. 30.*
99. **Parker, W. N.,** *On the anatomy and physiology of Protopterus annectens. Transact. Roy. Irish Acad., Vol. 30 (1892), Part 3, p. 204.*
100. **Paton, D. N.,** *Observations on the amount of dissolved oxygen in water required by young Salmonidae. Proc. R. Soc. Edinburgh, Vol. 24 (1901/03), p. 145.*
101. **Pauly, A.,** *Beiträge zur Anatomie der Schwimmblase des Aales. Habilit.-Schr., München, 1882.*
102. **Pettersson, O.,** *A review of Swedish hydrographic research in the Baltic and the North Seas. Scottish Geogr. Magaz., Vol. 10 (1894), p. 526.*
103. **Pieri, J. B.,** *Recherches physiologiques sur la respiration des poissons (Ammodytes tobianus). Compt. rend Acad., T. 122 (1896), p. 252.*
104. **Polimanti, O.,** *Ueber die Asphyxie der Fische an der Luft etc. I. Abh. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1911, p. 287.*
105. **Poluta, G.,** *Recherches sur la durée de la vie des poissons hors de l'eau. Ann. d. Sc. nat., (5) Zool., T. 4 (1865), p. 62.*
106. **Popta, C. M. L.,** *Étude sur la vessie aérienne des poissons. Ann. Sc. nat., (9) Zool., T. 12 (1910), p. 1. (Der II. Teil enthält eine erschöpfende Zusammenstellung der älteren Literatur.)*
107. **Priefer, B.,** *Ueber die Funktion der Schwimmblase. Inaug.-Diss. Berlin, 1892.*
108. **Provençal** et **Humboldt,** *Recherches sur la respiration des poissons. Mém. de Phys. et de Chim. d. l. Soc. d'Arcueil, T. 2 (1809), p. 559; übers. in: Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 1 (1811), p. 86.*
109. **Pütter, A.,** *Die Ernährung der Wassertiere, Jena 1909, p. 148.*
110. **Quinquaud, M.,** *Expériences relatives à la respiration des poissons. Compt. rend. Acad., T. 76 (1873), p. 1141.*
111. **Rauther, M.,** *Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. Ergeb. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 2 (1910), p. 517.*
112. — *Beiträge zur Kenntnis der Panzerwelse. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 31 (1911), p. 497.*
113. **Rathke, H.,** *Zur Anatomie der Fische. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol., 1838, p. 413.*
114. **Regnard, P.,** *La vie dans les eaux, Paris 1891.*
115. **Reis, K.,** *Weitere Beiträge zur Kenntnis der Gasdrüse bei den Knochenfischen. Anz. d. Akad. d. Wiss. z. Krakau, math.-naturwiss. Kl., 1906, p. 771.*
116. — *Materialien zur Morphologie und Physiologie der Schwimmblase der Teleostier. (Polnisch.) Abhandl. d. Akad. d. Wiss. z. Krakau, Bd. 46 (1907). (Ausführliche Darstellung der vorangehenden und der folgenden Untersuchungen).*
117. — *und* **Nusbaum, J.,** *Zur Histologie der Gasdrüse in der Schwimmblase der Knochenfische etc. Anat. Anz., Bd. 27 (1905), p. 129.*
118. — — *Weitere Studien zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Gasdrüse und des Ovals in der Schwimmblase der Knochenfische (Ophididae, Percidae). Anat. Anz., Bd. 28 (1906), p. 177.*
119. — — *Erwiderung auf den von A. Jaeger . . . veröffentlichten Artikel: Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Anat. Anz., Bd. 30 (1907), p. 204.*
120. **Reuss, H.,** *Die Wirkung der Kohlensäure auf Fische. Ber. K. bayr. Versuchsstation München, Bd. 2 (1909), p. 89. — Die Wirkung der Kohlensäure auf die Atmung der niederen Wirbeltiere, insbesondere der Fische. Ztschr. f. Biol., Bd. 53 (1910), p. 555.*
121. **Richard, J.,** *Sur les gaz de la vessie natatoire des poissons. Compt. rend. Akad., T. 120 (1895), p. 745.*
122. **Riess, J. A.,** *Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 47, Bd. 1 (1881), p. 518.*
123. **Rusconi, M.,** *Neue Beobachtungen über den Proteus anguinus. Isis, 1844, p. 502.*
124. **Sagemehl, M.,** *Die akzessorischen Branchialorgane von Citharinus. Morphol. Jahrb., Bd. 12 (1887), p. 307.*

125. **Schachmagonow, Th.**, *Ein eigentümlicher Luftatmungsapparat bei Betta pugnax. Zool. Anz., Bd. 23 (1900), p. 385.*
126. **Schloesing, Th.** *fils, et* **Richard, J.**, *Recherche de l'argon dans les gaz de la vessie natatoire des poissons et des physalies. Compt. rend. Acad., T. 122 (1896), p. 615.*
127. **Schulze, F.**, *Ueber den Gasgehalt der Schwimmblase einiger Süßwasserfische Deutschlands. Pflügers Arch., Bd. 5 (1872), p. 48.*
128. **Silvestre**, *Extrait d'un mémoire sur la respiration des poissons, comparée à celle des autres animaux. Bull. d. Sc. Soc. philomat. Paris, T. 1 (1797), p. 17.*
129. **Simroth, H.**, *Die Entstehung der Landtiere, Leipzig 1891, p. 79.*
130. **Spallanzani, L.** *(Senebier), Rapports de l'air avec les êtres organisés, T. 1, Genève 1807, Mém. 6, p. 130.*
131. **Taylor, J.**, *On the respiratory organs and air-bladder of certain fishes of the Ganges. Edinburgh Journ. of Sc., Vol. 5 (1831), p. 33.*
132. **Thilo, O.**, *Die Entstehung der Schwimmblasen. Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903), p. 528.*
133. — *Die Luftwege der Schwimmblase. Zool. Anz., Bd. 30 (1906), p. 591.*
134. **Tower, R. W.**, *The gas in the swim-bladder of fishes. Bull. U. S. Fish Commission, Vol. 21 (1901), p. 125.*
135. **Traube-Mengarini, M.**, *Ricerche sui gas contenuti nella vescica natatoria dei pesci. Rendic. R. Accad. Lincei, 1888. — Recherches sur les gaz contenus dans la vessie natatoire des poissons. Arch. ital. Biol., T. 9 (1888), p. 248.*
136. — *Ueber die Gase in der Schwimmblase der Fische. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1889, p. 54.*
137. **Trendelenburg, P.**, *Ueber die Sauerstofftension im Blute von Seefischen. Ztschr. f. Biol., Bd. 57 (1912), p. 495.*
138. **Vincent, S.**, *and* **Barnes, A. S.**, *On the structure of the red glands in the swim-bladder of certain fishes. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 30 (1896), p. 545.*
139. **Volz, W.**, *Der Zirkulations- und Respirationsapparat von Monopterus javanensis Lac. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 23 (1907), p. 163.*
140. **Wiedersheim, R.**, *Zur Biologie von Protopterus. Anat. Anz., Bd. 2 (1887), p. 707.*
141. — *Ueber den Kehlkopf der Ganoiden und Dipnoer. Anat. Anz., Bd. 22 (1903), p. 522.*
142. **Winterstein, H.**, *Beiträge zur Kenntnis der Fischatmung. Pflügers Arch., Bd. 125 (1908), p. 73.*
143. **Woodland, W.**, *Proc. Zool. Soc. London, 1908, p. 431.*
144. **Zander, F.**, *Studien über die Kiemenfilter bei Süßwasserfischen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 75 (1903), p. 233. — Das Kiemenfilter der Teleosteer. Ebenda, Bd. 84 (1906), p. 619. — Das Kiemenfilter der Tiefseefische. Ebenda, Bd. 85 (1906), p. 157.*
145. **Zograff, N.**, *Ueber den sogenannten Labyrinthapparat der Labyrinthfische. Biol. Ctbl., Bd. 5 (1885/86), p. 679; ausführlich in: On the construction and purpose of the so-called labyrinthine apparatus of the labyrinthic fishes. Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 27 (1888), p. 501.*
146. **Zuntz, N.**, *Physiologie der Blutgase und des respiratorischen Gaswechsels. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 4, 2. Hälfte (1882), p. 151.*

X. Amphibien und Reptilien.

Die geringe Zahl der bisher über den Gaswechsel der Reptilien vorliegenden Untersuchungen und deren innige Beziehung zu der Atmung der Amphibien, die seit langem schon den Gegenstand physiologischer Forschung gebildet hat, rechtfertigen eine gemeinsame Erörterung dieser beiden Tierklassen.

A. Kiemenatmung.

Während ihres Wasserlebens im Larvenzustande atmen alle Amphibien durch Kiemen, die Urodelen durch äußere, die Anuren nach dem frühzeitig erfolgenden Schwinden der äußeren Kiemen durch

innere. Bei einer Reihe von Urodelen, den Perennibranchiaten und einigen Amblystomen, bleiben die Kiemen zeitlebens erhalten. Bei den lebendig gebärenden Salamandern (*Sal. atra*, *Sal. maculosa*) haben die beim Embryo außerordentlich gut entwickelten und reich vaskularisierten Kiemen anscheinend schon im fötalen Leben eine wichtige respiratorische Funktion zu erfüllen (WIEDERSHEIM, 69; CLEMENS, 17; SCHWALBE, 62). Nach SCHWALBE legen sie sich der Schleimhaut des Fruchthalters, deren sehr reiches Kapillarnetz nur durch ein dünnes Pflasterepithel von dem Inhalt des Uterus getrennt ist, dicht an und übernehmen so die Rolle der Chorionzotten der Säugetiere. Bezüglich des anatomischen Baues der Amphibienkiemen sei auf die ausführliche Arbeit von CLEMENS (17) und auf die zusammenfassende Darstellung von OPPEL (57, p. 37 f., 43 f., 101 f.) verwiesen.

Es ist seit langem bekannt, daß die Ausbildung der Kiemen mit der Lebensweise in engstem Zusammenhange steht, und daß die Verkümmerung der Kiemen, die Ausbildung der Lungen und der Uebergang von der Wasser- zur Luftatmung, von dem Wasser- zum Landleben, miteinander einhergehen. Die bekannten Versuche von DUMÉRIL und von Frl. v. CHAUVIN am Axolotl haben gezeigt, daß dieser Uebergang und damit auch die Veränderung der Atmungsorgane und der Atmungsweise mitunter künstlich erzielt werden kann. Schon früher hat BLAINVILLE (12) an *Proteus anguinus* die Beobachtung gemacht, daß seine Kiemen bei Aufenthalt in reichlichem Wasser bis zum Dreifachen ihrer Größe anwachsen können und die Lungen zur Atrophie neigen, während in flachem Wasser die Lunge viel größer wird und die Kiemen mehr oder minder vollständig schrumpfen. Von noch größerem Inseresse ist die von BABÁK und DĚDEK (3) festgestellte Tatsache, daß bei den Amphibienlarven die Entwicklung der äußeren Kiemen zu dem O_2-Gehalt des Wassers in Beziehung steht, daß die Larven von *Rana fusca, Rana arvalis* und *Salamandra maculosa* in Wasser, durch welches ein Strom von Wasserstoff mit nur geringem Gehalt an Sauerstoff durchgeleitet wird, viel stärker entwickelte äußere Kiemen aufweisen, während diese umgekehrt bei Aufenthalt der Tiere in mit Sauerstoff gesättigtem Wasser frühzeitig hochgradig verkümmern. Mit diesen Beobachtungeu würde auch die ältere Angabe von P. BERT (8) in Einklang stehen, daß die Exstirpation der Lungen bei einem Axolotl die Regeneration der abgeschnittenen Kiemen zu beschleunigen schien.

Trotz ihrer Anpassungsfähigkeit an das respiratorische Medium dürften die Kiemen den Gaswechsel keinesfalls ausschließlich, vielfach vielleicht sogar nur zum kleinen Teil bewirken. Dies geht schon aus der Beobachtung DUMÉRILS (24) hervor, daß selbst ein Amphibium mit so hochentwickelten Kiemen wie der Axolotl deren völlige Entfernung unbeschädigt ertragen kann und nach dieser Operation nicht öfter zum Luftschöpfen an die Oberfläche kommt als ein normales Tier. Auch P. BERT (8, 9, p. 245) hat in später noch zu erwähnenden Versuchen dieses Ergebnis bestätigt. Darnach spielt die Hautatmung hier wohl eine mindestens ebenso große Rolle wie bei den Landamphibien. Bei der zarten Beschaffenheit der Hautdecke der übrigen Amphibienlarven ist auch bei ihnen ein ähnliches Verhalten zu erwarten.

B. Haut- und Lungenatmung.

Auch bei den erwachsenen, normalerweise luftatmenden Amphibien ist die Atmung nicht lokalisiert. Seit langem schon ist es bekannt, daß die Lunge hier nicht das einzige Atmungsorgan darstellt, daß vielmehr ein großer Teil des Gaswechsels durch die Haut besorgt wird. Zu der Kenntnis dieser beiden Atmungsorgane ist erst in neuester Zeit die Kenntnis eines dritten hinzugekommen: der Mundhöhle, des Schlundes und des Anfangsteiles des Oesophagus. Da zahlreiche Arbeiten darauf gerichtet waren, den Anteil der Haut- und der Lungenatmung gegeneinander abzugrenzen, so empfiehlt es sich, diese beiden gemeinsam abzuhandeln.

Anatomisches. — Von dem umfassenden morphologischen Tatsachenmaterial, das über den Atmungsapparat der Amphibien und Reptilien vorliegt, seien hier nur einige Gesichtspunkte hervorgehoben, die ein besonderes physiologisches Interesse beanspruchen dürfen, während im übrigen auch hier wieder auf die erschöpfende zusammenfassende Darstellung in Oppels ausgezeichnetem Werk verwiesen werden muß (57, p. 165—312).

Von jenen Salamanderarten, bei denen nicht die geringste Andeutung einer Lungenbildung existiert, und jenen, bei welchen diese auf ein winziges, respiratorisch sicher völlig bedeutungsloses Divertikel der Rachenwand beschränkt ist, führt eine fast lückenlose Reihe von Uebergangsformen bis zu der bereits eine sehr ansehnliche respiratorische Oberfläche darstellenden Lunge der höheren Reptilien. In ihrer einfachsten Form stellt die ausgebildete Lunge einen Sack dar, dessen blutgefäßreiche glatte Innenwand noch keine Ausstülpungen im Sinne einer Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche erfahren hat, die „unialveoläre“ Lunge, wie sie sich beim *Proteus* findet (Fig. 58). Durch das Auftreten primärer Leisten an der Innenwand einer solchen Lunge entsteht die bereits komplizierter gebaute „lobulinäre“ Lunge, wie sie z. B. *Siren* besitzt, wo bereits ein zentraler Luftraum und eine Reihe von Alveolenhöhlen unterscheidbar sind (Fig. 59). Bei der höchsten Form der Amphibienlunge, der „einfach-lobulären“ Lunge der Frösche, sind diese Alveolen-

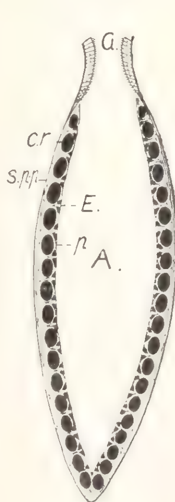


Fig. 58.

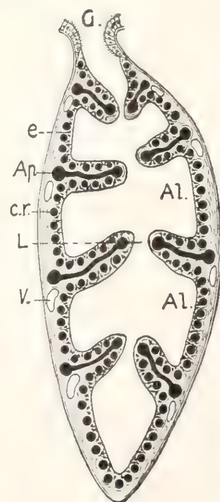


Fig. 59.

Fig. 58. Schema einer unialveolären Lunge (*Proteus*). *G* Glottis, *A* Lungenhöhle, entsprechend einer einzigen Alveole, *E* respiratorisches Epithel: seine Kerne (durch schwarze Punkte dargestellt) liegen in den interkapillären Grübchen, *p* Deckplatten dieser Zellen, die Kapillaren überbrückend, *cr* respiratorische Kapillaren, *spp* Serosa pleuroperitonealis. (Nach Renaut, aus Oppel, 57.)

Fig. 59. Schema einer lobulinären Lunge (*Siren*). *G* Glottis, *Al*, *Al* Alveolenhöhlen, *L* zentrales Lumen des Luftsackes oder respiratorischer Kanal, *e* Lungenepithel, *cr* respiratorische Kapillaren, *Ap* Gefäße, welche das Blut zuführen, *V* ableitende Venen. (Nach Renaut, aus Oppel, 57.)

höhlen durch das Auftreten von Leisten zweiten Grades in eine Reihe kleinerer Räume dritter Ordnung aufgeteilt (Fig. 60), und die „zusammengesetzt-lobuläre“ Lunge der Schildkröten und Krokodile gemahnt in ihrer Kompliziertheit bereits an die gewaltige respiratorische Oberfläche der höheren Tiere (Fig. 61; Fig. 62).

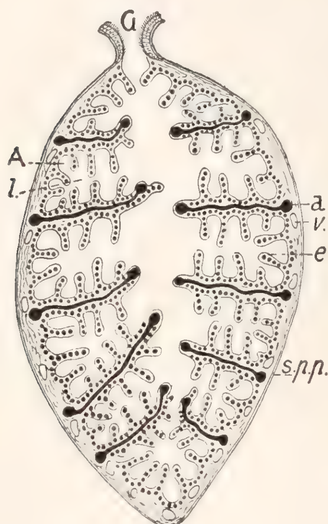


Fig. 60.

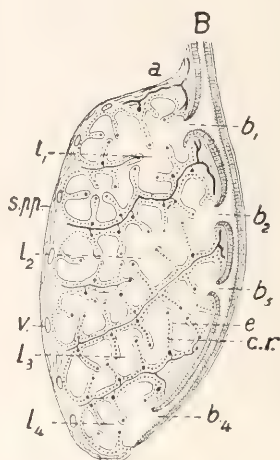


Fig. 61.

Fig. 60. Schema einer einfach-lobulären Lunge (*Rana*). *G* Glottis, *l* dem „Lobulin“ entsprechender Canaliculus respiratorius, *A* Alveolen, *e* Lungenepithel, *a* Arteria afferens, *v* Vene, *spp* Serosa pleuroperitonealis. (Nach Renaut, aus Oppel, 57.)

Fig. 61. Schema der zusammengesetzten lobulären Lunge (*Testudo graeca*). *B* Bronchus, b_1, b_2, b_3, b_4 Mündungen der vier die Lunge bildenden Lobuli: diese sind die Homologa der Bronchioli, l_1 l_2 l_3 l_4 die vier einfachen Lobuli, *e* Lungenepithel, *cr* respiratorische Kapillaren; *a* Arteriae afferentes, *v* Venen, *spp* Serosa pleuroperitonealis, zurückgebogen auf der äußeren Oberfläche der Lunge. (Nach Renaut, aus Oppel, 57.)

Die Lunge zahlreicher Reptilien verliert in ihrem hinteren Abschnitte immer mehr ihre respiratorische Beschaffenheit und geht besonders bei den Schlangen (bei denen die eine Lunge oft mehr oder minder stark rückgebildet ist) in einfache glattwandige Luftsäcke über, die nur spärlich vaskularisiert sind und ihr Blut nicht aus dem Lungen-, sondern aus dem Körperkreislauf beziehen. Dieser Teil der Lungen, der in gewisser Hinsicht an die Luftsäcke der Vögel gemahnt, hat offenbar mit der Funktion des Gaswechsels direkt nichts zu tun. Ueber seine Bedeutung ist etwas Sicheres bisher nicht bekannt.

Die Haut der Amphibien verdankt ihre Eignung zum Respirationsorgan ihrer zarten Beschaffenheit, dem Reichtum an für stete Feuchtigkeit sorgenden Schleimdrüsen und vor allem ihrer ausgezeichneten Blutversorgung durch die starken Zweige eines gemeinsam mit der Lungenarterie von dem Bulbus aortae abgehenden Arterienstammes. Auch das Aufragen von Blutgefäßen in das Epithel der Oberhaut bei einigen Amphibien dürfte, wie dies Leydig (48) annahm, mit der respiratorischen Funktion der Haut in Beziehung stehen.

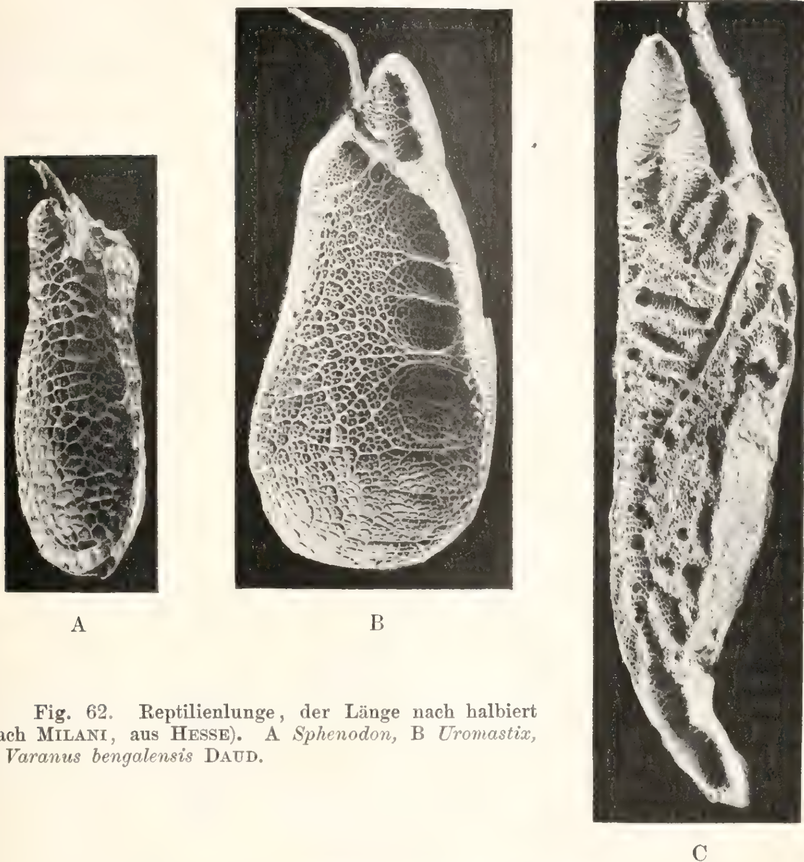


Fig. 62. Reptilienlunge, der Länge nach halbiert (nach Milani, aus Hesse). A *Sphenodon*, B *Uromastix*, C *Varanus bengalensis* Daud.

1. Der Anteil der Haut und der Lungen an dem Gesamtgaswechsel.

a) Kiementragende Amphibien.

Die respiratorische Bedeutung der Lungen bei Amphibienlarven und bei den Perennibranchiaten ist noch strittig. Boas (13) hat der Lunge der Amphibien während ihres Larvenlebens jede respiratorische Bedeutung abgesprochen, teils gestützt auf ältere Beobachtungen von Rusconi, daß Salamanderlarven in fließendem Wasser gut leben können, auch wenn sie am Emporsteigen an die Oberfläche gehindert werden — was aber offenbar eine respiratorische Funktion der Lungen unter anderen Bedingungen nicht ausschließt — und dann, weil ihnen die Bewegungen des Mundbodens, durch welche die erwachsenen Tiere Luft in ihre Lungen pumpen, abgehen. Doch zitiert Boas selbst auch wieder andere Angaben von Rusconi und von Palmén, nach welchen am Emporsteigen zur Oberfläche gehinderte Amphibienlarven zugrunde gehen (vermutlich in schlecht durchlüftetem Wasser); es soll jedoch das nicht selten zu beobachtende Schnappen von Luft, die beim Untertauchen abgegeben wird, mit einer Schlundrespiration von untergeordneter Bedeutung zusammenhängen. Auf

dieses Luftschnappen der Amphibienlarven ist auch von Hermann (36) und von Babák (2) hingewiesen worden; der letztere fand, daß bei seiner Verhinderung die Kiemen- und Hautatmung allein zur Erhaltung des Lebens ausreichen. In ausgekochtem Wasser findet die Luftatmung öfter statt, und ihre Bedeutung soll mit der weiteren Entwicklung immer mehr zunehmen. Babák läßt es dahingestellt, ob es sich hierbei um eine wirkliche Lungenatmung oder bloß um eine Mundventilation handelt. Allerdings hat Hermann festgestellt, daß die Froschlarven bereits sehr frühzeitig (schon im Stadium der äußeren Kiemen) die Lungen prall mit Gas gefüllt zeigen, doch würde dieses nach ihm nicht von außen aufgenommen sein (da der Darm stets luftleer gefunden wird), sondern vielleicht durch eine den Erscheinungen in der Schwimmblase entsprechende Gassekretion erzeugt werden.

P. Bert (8) hat bei einem Axolotl, dem einige Wochen vorher die Kiemen abgetragen worden waren (ihre Regeneration hatte kaum begonnen), auch noch die Lungen exstirpiert. 20 Tage nach der Operation war das Tier noch völlig normal. Der O_2-Verbrauch zwei Tage vor und gleich nach der Entfernung der Lungen war der gleiche, die CO_2-Ausscheidung im letzteren Falle noch größer. Der Gasinhalt der Lunge bestand lediglich aus Stickstoff und Kohlensäure, was gleichfalls gegen eine stärkere Durchlüftung der Lunge spricht. Allerdings schien, wie schon erwähnt, die Exstirpation der Lunge die Regeneration der Kiemen zu beschleunigen. Nach Babák und Kühnová (4) fangen die *Amblystoma*-Larven bereits ganz frühzeitig an, ihre Lungen zu ventilieren, indem sie die an der Wasseroberfläche durch das weit geöffnete Maul rasch aufgenommene Luft mit großer Kraft in die Lunge pressen.

Der Lunge des *Proteus* haben die älteren Autoren fast durchweg eine jede respiratorische Funktion abgesprochen. Configliachi und Rusconi (18) haben in ihrer großen Monographie aus der Beobachtung, daß die durch das Maul aufgenommene Luft immer wieder durch die Kiemenspalten abgegeben wurde, ferner aus der einfachen glattwandigen Beschaffenheit der Lungen, die nur durch eine feine Oeffnung mit der Mundhöhle in Verbindung stehen (vgl. Fig. 58), sowie schließlich aus dem Umstande, daß die Tiere am Trockenen ebenso rasch sterben wie ein Fisch, den Schluß gezogen, daß der *Proteus* lediglich ein Wasseratmer ist. Aehnlich haben sich auch andere Autoren geäußert. Später hat Rusconi (61) allerdings gefunden, daß bis zum Tode des Tieres außerhalb des Wassers bei 9° R 48—54 Stunden vergehen können, was aber immer noch kürzer war, als beim Aal unter den gleichen Bedingungen beobachtet werden konnte. Die schon erwähnte Beobachtung Blainvilles (vgl. p. 190), daß die Entwicklung der Lunge von der dem Tier zur Verfügung stehenden Wassermenge beeinflußt wird, spricht jedenfalls dafür, daß sie wenigstens unter Umständen eine respiratorische Bedeutung zu gewinnen vermag. Auch die histologische Untersuchung, die Oppel (55) über die Lunge des *Proteus* angestellt hat, führte ihn zu dem Ergebnis, daß sie sich in ihrer Struktur nicht wesentlich von der Lunge der luftatmenden Amphibien unterscheidet und daher vom anatomischen Standpunkte aus funktionsfähig erscheint. An direkten experimentellen Untersuchungen hierüber aber fehlt es noch gänzlich.

Daß bei allen diesen Kiemen führenden Formen der Haut-

atmung eine sehr bedeutende, vermutlich die wichtigste Rolle bei dem Gaswechsel zukommt, wurde schon früher betont. Bei manchen Amphibienlarven soll diese eine gewisse Lokalisation an besonderen Stellen des Körpers erfahren; so soll beim Antillenfrosche (*Hylodes martinicensis*) der breite Ruderschwanz als Atmungsorgan fungieren, desgleichen auch bei den Larven von *Pipa*; bei den Larven von *Rana opisthodon* soll eine Reihe von etwa 9 quergestreiften Falten der Bauchhaut der Respiration dienen (Wiedersheim, 69), doch stützen sich all diese Behauptungen nur auf anatomische Betrachtungen.

b) Frosch.

Während die respiratorische Oberfläche dieser einfachsten Formen der Amphibienlunge so gering ist, daß sie nur einen kleinen Bruchteil jener der Haut darstellt, ist sie beim Frosch durch das Auftreten von primären und sekundären Leisten (vgl. Fig. 60) bereits so weit vergrößert, daß sie hinter der Ausdehnung der gesamten Körperoberfläche nicht mehr weit zurückstehen dürfte. Es ist bemerkenswert, daß die im Innern von der Lungenwand vorspringenden Leisten nach Th. Hoffmann (37) bei *Rana temporaria* je nach der Jahreszeit verschieden groß sind und im Frühjahr ihre stärkste Entwicklung zeigen, zu einer Zeit, wo, wie wir sehen werden, der Gaswechsel am intensivsten ist.

Krogh (42) hat versucht, die Größe der respiratorischen Flächen beim Frosch zu bestimmen: er berechnete die Außenfläche der Lunge als Oberfläche eines durch Rotation eines Kreissegmentes um seine Sehne entstandenen Rotationskörpers und bestimmte durch Zählung und Messung der Septa 1. und 2. Ordnung die dadurch bedingte Vergrößerung der inneren Lungenfläche. Hieraus ergab sich die respiratorische Lungenfläche für 1 g Frosch zu 8,4 qcm, mithin allgemein zu 8,4 $\sqrt[3]{g^2}$, wenn g das Gewicht des Frosches bedeutet. Demgegenüber würde die ganze Hautoberfläche, die Krogh aus dem Gesamtgewicht der Haut und dem mittleren Gewicht von kreisförmigen Hautstückchen von bekanntem Durchmesser berechnete, 12,5 $\sqrt[3]{g^2}$ betragen. Berücksichtigt man aber, daß die von Blutgefäßen durchsetzten Teile, also die respiratorischen Flächen im eigentlichen Sinne, in der Lunge etwa $^2/_3$, in der Haut dagegen nur etwa $^1/_3$ oder $^1/_4$ der Gesamtfläche einnehmen, so erscheint nach Krogh die respiratorische Fläche der Lunge sogar noch größer als die Haut, die überdies infolge der viel stärkeren Dicke der Epidermis zum Gaswechsel lange nicht so geeignet erscheint wie das zarte Lungenepithel. Gleichwohl ist es schon lange bekannt, daß der Haut des Frosches eine bedeutungsvolle respiratorische Funktion zukommt, die bereits in den schon früher erwähnten Besonderheiten der Blutversorgung ihren anatomischen Ausdruck findet.

Schon bei Haller (32) findet sich die Angabe, daß Frösche mehrere Tage unter Wasser am Leben bleiben können. Der erste, der die respiratorische Bedeutung der Haut des Frosches klarlegte und gegen jene der Lunge abzugrenzen suchte, war Spallanzani (66, p. 356f.). Er zeigte, daß Frösche die Exstirpation der Lungen lange Zeit überleben können, daß auch die lungenlosen Frösche (auch solche, deren Unterkiefer außerdem zerschnitten wurde) in Luft länger leben als in

Wasser oder unter Wasser, also auch nach Ausschaltung der Lungenatmung einen Vorteil von dem Landaufenthalt haben; daß sie ferner in einer Atmosphäre von Wasserstoff ungefähr ebensoviel Kohlensäure ausscheiden und in Luft auch etwa die gleiche O_2-Menge (bald weniger, bald mehr) aufnehmen wie normale, daß also die Lunge keinen erheblichen Anteil am Gaswechsel zu nehmen scheine, der vielmehr hauptsächlich durch die Haut bewirkt würde. Einige Versuche mit ähnlichen Resultaten stellte er auch an Wassersalamandern an (l. c. p. 296). W. EDWARDS (25, p. 1 f.) hat die Versuche SPALLANZANIS nach manchen Richtungen hin ergänzt. Er sah Frösche, deren Lungen unter Vermeidung von Blutverlusten exstirpiert worden waren, bis zu 40 Tagen leben, Frösche, die in öfter erneuertem Wasser unter Luftabschluß gehalten waren, bei niederer Temperatur sogar mehrere Monate. Zur Ausschaltung der Hautatmung setzte er Frösche in ein kleines Wassergefäß, so daß der Körper unter Wasser war, das Tier aber durch eine Oeffnung im Deckel auch Luft atmen konnte, und sah einen Frosch unter diesen Bedingungen $3^1/_2$ Monate in täglich erneuertem Wasser leben; daß dieser Versuch nicht exakt war, hat er selbst eingesehen, aber gleichwohl angenommen, daß die Lungenatmung allein bei manchen Froscharten zur Erhaltung des Lebens ausreiche. Andere allerdings (Laubfrösche, Kröten) sah er trotz der Unterstützung der Lungenatmung durch die im Wasser enthaltene Luft unter diesen Bedingungen zugrunde gehen, ebenso auch die obigen Frösche, wenn sie in tiefem Wasser gehalten wurden, so daß sie nicht kontinuierlich Luft atmen konnten, sondern immer erst an die Oberfläche kommen mußten.

Gelegentliche Beobachtungen ähnlicher Art sind von sehr zahlreichen Forschern gemacht worden (vgl. HEINEMANN, 34, und BERG, 7); hier seien nur die bemerkenswerteren angeführt. PANIZZA (58) sah einen bei 7—8° gehaltenen Frosch nach künstlichem Verschluß der Glottis 21 Tage am Leben bleiben. DONDERS (23) beobachtete, daß Frösche die Exstirpation der Lunge nicht mehr überleben, wenn man sie in Gummi arabicum gewälzt hat. ALBINI (1) hielt einen Frosch nach Exstirpation der Lungen 116 Tage am Leben. HEINEMANN (34) fand, daß Frösche, bei denen durch Durchschneidung der Vagi die gesamte Stimmladenmuskulatur gelähmt und dadurch der Eintritt von Luft in die Lunge unmöglich gemacht worden war (s. Atmungsmechanik), diesen Eingriff viel länger überlebten, wenn der Kreislauf der Haut unversehrt gelassen wurde, als wenn die Hauptstämme der Hautarterien unterbunden wurden.

REGNAULT und REISET (59) waren die ersten, welche genauere messende Versuche über den Einfluß der Lunge auf den Gaswechsel von Fröschen anstellten. Sie verglichen den Gaswechsel normaler Frösche mit jenen von Fröschen, denen CL. BERNARD etwa $^1/_2$ Stunde vor dem Versuche die Lungen exstirpiert hatte. Der durchschnittliche O_2-Verbrauch erschien bei den letzteren etwas, aber nur unerheblich geringer als jener der normalen. Die Versuche zeigten mithin, daß der Gaswechsel auch nach Ausschaltung der Lungenatmung ziemlich in normalem Umfang aufrecht erhalten werden kann, doch waren sie wohl nicht zahlreich genug, um eine entscheidende Schlußfolgerung zu ermöglichen. BIDDER (zit. nach BERG, 7) eliminierte die Lungenatmung durch Kurarisieren und kam zu dem Schlusse, daß der Gaswechsel bei Winterfröschen zu $^3/_4$, bei Sommerfröschen zu $^2/_3$ durch die Haut erfolge, doch ist diese Schlußfolgerung wegen der durch die

Kurarevergiftung an sich bedingten Herabsetzung des Stoffwechsels offenbar nicht einwandfrei.

Berg (7) untersuchte wie Regnault und Reiset den Gaswechsel von Fröschen vor und nach Exstirpation der Lungen. Er sah diese Operation bei seinen durchwegs im Sommer angestellten Versuchen in einigen Stunden bis Tagen zum Tode führen; merkwürdigerweise sollen die Frösche, bei denen infolge Undurchgängigkeit der um die Lungenwurzel gelegten Ligatur Luft in die Bauchhöhle gelangte, erheblich länger gelebt haben (? W.). Auch die Gaswechselversuche (bei welchen nur die CO_2-Ausscheidung bestimmt wurde, die viel größer war als die von Regnault und Reiset beobachtete) führten zu völlig abweichenden Resultaten, denn sie ergaben eine starke Herabsetzung nach Ausschaltung der Lungen, meist auf etwa $^2/_3$ des ursprünglichen Wertes. Die Erklärung dieser widersprechenden Ergebnisse liegt offenbar, wie Berg bereits richtig erkannte, in der verschiedenen Jahreszeit, in welcher seine und Regnault und Reisets Versuche angestellt waren. Versuche, die Hautatmung auszuschalten und so zu einer direkten Erkenntnis ihrer respiratorischen Bedeutung zu gelangen, führten zu keinem brauchbaren Ergebnis. In Versuchen, bei welchen der Frosch bis an die Nasenöffnung in Wasser versenkt wurde, zeigte die CO_2-Ausscheidung in der Luft keine merkliche Veränderung; da aber der Gaswechsel zwischen Haut und Wasser überhaupt nicht berücksichtigt wurde, so läßt dieser Versuch keinerlei Schlußfolgerungen zu. Alle übrigen Mittel, die Berg anwandte (Oel, Kollodium, Firnis, Wasserglas etc.), hatten stark schädigende Wirkungen. Der von Bidder beobachtete Tod von Fröschen, die in Gummilösung gewälzt worden waren, rührt nach Berg nicht von der Ausschaltung der Hautatmung, sondern von der starken Wasserentziehung her. Bezüglich der Frage nach der Bedeutung der Hautatmung kam Berg also zu keinem entscheidenden Ergebnis; er schloß, daß die Hautatmung wohl während der kalten Jahreszeit, nicht aber im Sommer zur Erhaltung des für das Leben notwendigen Gasaustausches genügt, während die Lungenatmung allein für das Leben auszureichen scheine.

P. Bert (9, p. 244) beobachtete, daß ein unter Wasser gehaltener Frosch bei seinem Tode allen oder fast allen im Wasser gelösten Sauerstoff aufgezehrt hatte. Fubini (27), der den Einfluß des Lichtes auf den Gaswechsel studierte, untersuchte auch den Gaswechsel von Fröschen, denen er die Lunge durch die Stimmritze hindurch exstirpiert hatte, und die in der warmen Jahreszeit über $3^1/_2$ Monate am Leben erhalten wurden. Er bestimmte die CO_2-Ausscheidung vor und mehr oder minder lange Zeit nach der Operation und fand als Mittelwert sämtlicher Versuche, daß sich die CO_2-Ausscheidung des unversehrten Frosches zu der des lungenlosen bei Licht gehaltenen wie 111 : 100 verhält.

Mit Recht hat Klug (41) gegen alle diese Versuche eingewendet, daß sie zwar die große Bedeutung der Haut für den Gaswechsel des Frosches lehren, aber selbst dort, wo wirksame und dabei nicht den ganzen Organismus schädigende Mittel zur Ausschaltung der Haut- oder Lungenatmung angewendet wurden, keinen Schluß auf den normalen Anteil eines jeden dieser beiden Atmungsorgane an dem Gesamtgaswechsel zulassen, weil durch die Elimination des einen Organs auch die Funktion des anderen zweifellos eine Aenderung erfahren wird. Klug versuchte daher gleichzeitig die durch die

Lungen und die durch die Haut ausgeschiedene Kohlensäure gesondert zu bestimmen. Zu diesem Zwecke befestigte er den Frosch in einem Glaszylinder, der oben durch eine Kautschukplatte abgeschlossen war. Durch eine in dieser befindliche enge Oeffnung war der Kopf des Frosches mehr oder minder weit hindurchgesteckt. Ueber das ganze war eine Glasglocke gestülpt, die ebenso wie der Zylinder durch Quecksilber gegen die Glasplatte, auf welcher beide aufruhten, abgedichtet war. So befand sich der Körper des Frosches in dem einen, der Kopf in dem anderen Raum, und es konnte durch Durchleiten zweier kontinuierlicher Luftströme einerseits die von der Haut des Körpers, andererseits die von der Haut des Kopfes und durch die Lungen ausgeschiedene Kohlensäure getrennt aufgefangen und gemessen werden. Es ergab sich nun, daß die Menge der durch die Lungen und die Kopfhaut ausgeschiedenen Kohlensäure zu der durch die Haut ausgeschiedenen sich im Mittel wie 1 : 3,07 verhielt, wenn der ganze Kopf durch die Membran durchgesteckt war, und wie 1 : 4,4 in einem Versuch, in welchem nur der vordere Teil des Kopfes herausragte. Wurde nun die Lungenatmung völlig ausgeschaltet, was durch Durchschneidung der Vagi unterhalb ihres Austrittes aus dem Foramen condyloideum erzielt wurde (einem, wie oben erwähnt, schon von Heinemann geübten Verfahren), so änderte sich das obige Verhältnis fast gar nicht, so daß der Verfasser zu dem Schluß kam, daß wenigstens im Winter, zu welcher Zeit seine Versuche angestellt waren, die CO_2-Ausscheidung fast allein durch die Haut bewirkt werde; die Möglichkeit einer größeren Bedeutung der Lungenatmung im Sommer ließ der Verfasser offen.

Allein so sinnreich Klugs Versuche auch erdacht waren, so sind doch so schwerwiegende Einwände gegen sie erhoben worden, daß ihnen jeder entscheidende Wert abgesprochen werden muß. Wenn auch der von Bohr (14) gegen die Versuchstechnik erhobene Einwand, daß die Kohlensäure durch eine Kautschukmembran rasch hindurchdiffundiert, beim Durchleiten eines kontinuierlichen Luftstromes kaum wesentlich in Betracht kommen dürfte, wenn ferner auch der von Krogh (42) gegen die Methode der Lungenausschaltung durch Vagusdurchschneidung erhobene Einwand, daß durch die hierbei nicht beseitigten Kehlbewegungen auch weiterhin eine leichte Ventilation der Lungen erfolgen könne, irrig ist, weil nach dieser Operation die Stimmritze völlig geschlossen bleibt und nicht mehr geöffnet werden kann, so hat doch Bethge (11) und später auch Krogh zweifellos mit Recht hervorgehoben, daß es unmöglich ist, eine Gummimembran luftdicht um den Kopf zu legen, ohne die Kehlbewegungen und damit die Lungenatmung in hohem Maße zu beeinträchtigen. Das völlige Fehlen eines Einflusses der Lungenausschaltung auf den Gaswechsel kann also in Klugs Versuchen einfach dadurch erklärt werden, daß bei der angewendeten Versuchsmethodik die Lungenatmung von vornherein ausgeschaltet oder doch auf ein sehr geringes Maß reduziert war.

Nach Klug hat Dissard (22) Untersuchungen über die Haut- und Lungenatmung des Frosches angestellt, wobei er zur Ausschaltung der ersteren beide Hautarterien nahe ihrer Abzweigung von den Lungenarterien und ferner die Hautvenen unterband und zur Ausschaltung der Lungenatmung eine Ligatur um die Lunge legte. Er fand die CO_2-Ausscheidung des normalen Frosches in hohem Maße

abhängig von der Feuchtigkeit des respiratorischen Mediums, am größten in trockener, geringer in feuchter Luft, am geringsten im Wasser. Sowohl die Ausschaltung der Haut- wie jene der Lungenatmung rief eine bedeutende Herabsetzung der CO_2-Ausscheidung hervor, die erstere besonders im Wasser, die zweite besonders in der Luft. Dementsprechend ergab auch die Untersuchung der Lebensdauer im ersteren Falle einen baldigen Tod im Wasser, im zweiten Falle an der Luft. Ein Urteil über die Exaktheit der angestellten Versuche ist aus der sehr kurzen Mitteilung nicht zu gewinnen.

Der ganz allgemein anerkannten Theorie von der Bedeutung der Hautatmung beim Frosch trat Marcacci (53) auf Grund höchst mangelhafter Experimente entgegen. Die Bedeutungslosigkeit der Hautatmung sollte sich aus der Beobachtung ergeben, daß Frösche (im Sommer bei 27° C!) im Wasser nicht leben konnten, wenn durch Ausschneidung der Lunge, Tamponade der Mundhöhle, Lähmung der Stimmritze oder sonstige Manipulationen die Lungenatmung ausgeschaltet wurde. Demgegenüber sollte der Mundhöhlenatmung eine sehr große Bedeutung zukommen. Wir werden auf diese Frage noch weiter unten eingehen; hier sei nur erwähnt, daß zur Feststellung des Einflusses der Mundhöhlenatmung auf den Gaswechsel 2 (!) Versuche angestellt wurden, in welchen die CO_2-Ausscheidung nach Exstirpation der Lungen einmal mit erhaltener Mundhöhlenatmung, das andere Mal nach Ausschaltung derselben durch Tamponade der Mundhöhle bestimmt wurde. In dem einen dieser Versuche ist die beobachtete CO_2-Ausscheidung so ungeheuer (das Mehrfache des Wertes, den alle übrigen Autoren selbst bei den höchsten Temperaturen gefunden haben), daß, wie Krogh (42) mit Recht bemerkt, dies nur durch schwere Fehler der Methodik erklärbar ist. Selbst wenn man aber die von Marcacci wiedergegebenen Werte als richtig ansehen wollte, ist es vollkommen unerfindlich, wie er aus seinen Versuchen die Bedeutungslosigkeit der Hautatmung folgern konnte, da nach Fortfall der Mundhöhlenatmung die durch die Haut allein ausgeschiedene Kohlensäure in dem einen Versuche fast 70 Proz., in dem anderen sogar fast 99 Proz. (!) des ursprünglichen Wertes betrug.

Auch Couvreur (19) hat einige Versuche angestellt, welche die geringe Bedeutung der Hautatmung dartun sollen. Die Ausschaltung der letzteren durch Eintauchen der Tiere in Oel erzeugte nur eine geringe Herabsetzung der CO_2-Ausscheidung; bei Ausschaltung der Lungenatmung dagegen durch Abtragung des Unterkiefers oder Auseinanderhalten der Kiefer (vgl. Atmungsmechanik) sank die CO_2-Abgabe sehr stark; wurde die Lungenatmung durch Tamponade der Mundhöhle verhindert, so hielt sich, wenn die Lunge mit Luft gefüllt gelassen wurde, die CO_2-Ausscheidung zuerst auf ziemlich normaler Höhe und sank erst später ab, während der Frosch sehr rasch zugrunde ging, wenn vor der Tamponade die Lungenluft ausgepreßt wurde. Diese verschiedenen Effekte der Ausschaltung der Lungenatmung erklären sich nach dem Verfasser daraus, daß die Lunge, wenn sie mit Luft gefüllt und die Mundhöhle tamponiert ist, gewissermaßen als O_2-Reservoir wirkt, während beim Auseinanderhalten der Kiefer die Lungenluft allmählich ausgestoßen wird. Nach diesen Versuchen würde, wenigstens im Sommer, weder der Haut- noch der Mundhöhlenatmung eine Bedeutung zukommen. — Neuerdings hat Couvreur (21) diese Beobachtungen durch einige Versuche zu er-

gänzen gesucht, die mit einer prinzipiell gleichartigen, aber viel schlechteren Methodik angestellt waren, wie die von Klug. Ihre Mangelhaftigkeit ergibt sich schon daraus, daß die beobachteten respiratorischen Quotienten zwischen $^1/_3$ und $^1/_2$ lagen! Auch diese Versuche sollen dartun, daß bei gleichzeitiger Haut- und Lungenatmung die letztere die bedeutendere ist.

Schließlich sei erwähnt, daß Soprana (65) den Einfluß der Vagusdurchschneidung auf den Gaswechsel der Frösche untersucht hat. Bei niedriger Temperatur können die Tiere die beiderseitige Durchschneidung der Vagi beim Austritte aus der Schädelhöhle monatelang ohne Schaden überleben; bei höherer Temperatur dagegen (25°) gehen sie innerhalb weniger Stunden unter dyspnoischen Erscheinungen zugrunde. Nach der Vagotomie würde die CO_2-Ausscheidung nicht bloß nicht herabgesetzt, sondern infolge des Ausfalls einer hemmenden Wirkung der Vagi auf die Gewebsatmung[1]) sogar gesteigert sein. Diese Erhöhung der CO_2-Abgabe gegenüber der Norm wächst mit steigender Temperatur bis zu 20°; darüber hinaus erfolgt ein allmähliches Zurückbleiben der CO_2-Abgabe, die bei 25° erheblich geringer ist als bei den normalen Fröschen, wahrscheinlich nicht infolge einer Verminderung der CO_2-Bildung, sondern weil infolge des mit der Vagotomie verbundenen Fortfalls der Lungenatmung die CO_2-Ausscheidung aus dem Körper unzureichend wird. Analoge Resultate haben neuerdings Berti und Marzemin (10) bei Durchschneidung der Vagi unterhalb des Abganges des Laryngeus superior erhalten.

Eine exaktere Erforschung des Gaswechsels des Frosches verdanken wir erst den umfassenden Untersuchungen von Bohr und Krogh. Bohr (14) zeigte in gemeinsam mit Krogh ausgeführten Untersuchungen, daß die widersprechenden Resultate, welche die Versuche von Regnault und Reiset und jene von Berg bezüglich der Wirkung der Lungenausschaltung auf den Gaswechsel ergeben hatten, in der Tat, wie dies schon von Berg vermutet worden war (vgl. p. 197), von der ungleichen Größe des Gaswechsels in beiden Fällen herrührten. Der Gaswechsel, der nach einer auf dem Regnault-Reisetschen Prinzip beruhenden Methode untersucht wurde, erwies sich zu den einzelnen Jahreszeiten als ganz außerordentlich verschieden (so betrug bei *Rana esculenta* die O_2-Aufnahme pro Kilogramm und Stunde 63,6—353,5 ccm, die CO_2-Abgabe 43,7—324,8 ccm, der respiratorische Quotient 0,61—0,92; bei *Rana temporaria* die O_2-Aufnahme 68,6—446,3 ccm, die CO_2-Abgabe 56,1—389,6 ccm, der respiratorische Quotient 0,79—0,95). Diese ungeheuren Schwankungen stehen nicht, wie dies Zuntz vermutet hatte, mit der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang, sondern vor allem mit der Jahreszeit, indem der Frosch zur Paarungszeit einen sehr hohen Stoffwechsel hat, während dieser später im Sommer trotz der bedeutenden Nahrungsaufnahme ziemlich gering ist, geringer sogar als bei dem aus dem Winterschlaf erwachten Frosch.

Die Wirkung nun, welche die Ausschaltung der Lungenatmung, die in einigen Versuchen durch Exstirpation der Lungen, meist einfach durch Verstopfen der Nasenlöcher mit feuchten Wattetampons erzielt wurde, auf den respiratorischen Gaswechsel ausübt,

1) Doch ist auch nach andersartiger Ausschaltung der Lungenatmung schon von Bohr (s. u.) eine Steigerung der CO_2-Abgabe beobachtet worden.

hängt von der Größe des vorher vorhandenen Stoffwechsels ab: war dieser vor dem Versuch hoch, so sinkt er bedeutend ab, war er aber niedrig, so bleibt er fast unverändert. Vor allem ergab sich, daß die Funktion der Haut und der Lungen in bezug auf die O_2-Aufnahme und die CO_2-Abgabe keine gleichmäßige ist; ein hoher O_2-Verbrauch kann nach Ausschaltung der Lungenatmung nicht mehr erzielt werden, dagegen wird die Kohlensäure offenbar leichter durch die Haut ausgeschieden, so daß der respiratorische Quotient nach Ausschaltung der Lungenatmung regelmäßig ansteigt. Merkwürdigerweise hatte die Ausschaltung der Lungen in vielen Fällen eine absolute Steigerung der CO_2-Ausscheidung im Gefolge (vgl. auch die Versuche von Soprana).

Um zu einer genaueren Erkenntnis des Anteils der Haut- und Lungenatmung an dem Gaswechsel zu gelangen und die in beiden Fällen für den Gasaustausch wirksamen Kräfte zu ergründen, hat Krogh (42) bei seinen sehr eingehenden und sorgfältigen Untersuchungen die O_2-Aufnahme und die CO_2-Ausscheidung durch die Haut und durch die Lungen gleichzeitig gesondert bestimmt.

Die Methode, deren er sich zu diesem Zwecke bediente, bestand im Prinzip in folgendem: Durch eine besondere Pumpvorrichtung wurde ein abgeschlossenes Luftquantum in immerwährender Zirkulation gehalten und die ausgeschiedene Kohlensäure in Barytwasser absorbiert. In zwei in diesen Luftstrom eingeschalteten Rezipienten wurde die Luft am Anfang und am Ende des Versuches analysiert und aus dem bekannten Volumen des ganzen Apparates und der Differenz der Luftzusammensetzung am Anfang und am Ende die absolute Menge des verbrauchten Sauerstoffs berechnet. Die Kohlensäure wurde durch Titration des Barytwassers bestimmt. Zwei solcher Apparate waren gleichzeitig in Gang; der eine, zur Messung der Hautatmung dienende, führte den Luftsstrom in der Umgebung des in einen engen Behälter eingeschlossenen Frosches vorbei; der Luftstrom des zweiten führte durch eine in den Kehlkopf des Frosches dicht eingebundene Kanüle zur Messung der Lungenatmung. Als Ersatz für den Fortfall der pumpenden Kehlbewegungen wurde durch eine besondere (mit der die Luft bewegenden Pumpe in Verbindung stehende) Vorrichtung rhythmisch etwa 1 ccm Luft in die Lunge eingetrieben.

Die eingehende Feststellung der Fehlerquellen ergab als die bedeutendste die mit der Zeit eintretende Veränderung des Volumens der zur Entnahme der Luftproben dienenden Rezipienten: hier konnte der Fehler für den Sauerstoff bis zu 8 Proz. erreichen: noch viel bedeutender war er für den Stickstoff (unter Umständen bis 100 Proz.), weshalb die Werte des letzteren nicht weiter berücksichtigt wurden. Ein weiterer Mangel der Methodik bestand darin, daß die Untersuchung des Gaswechsels unter Verhältnissen erfolgte, die von den normalen recht erheblich abwichen. Der respiratorische Quotient, den die früheren Beobachter (z. B. auch Bohr und Krogh, s. oben) zu etwa 0,8 gefunden hatten, betrug bei der oben beschriebenen Versuchsanordnung im Mittel 1,13, oft noch bedeutend mehr. Um festzustellen, ob diese gewaltige Steigerung des respiratorischen Quotienten durch eine Verminderung der O_2-Aufnahme oder eine Steigerung der CO_2-Ausscheidung bedingt war, stellte Krogh eine Reihe von Kontrollversuchen an, bei welchen lediglich der gesamte Gaswechsel des auf natürliche Weise atmenden Frosches untersucht wurde. Da nun unter diesen Bedingungen die O_2-Aufnahme nicht erheblich höher, die CO_2-Abgabe aber viel geringer war, so schließt Krogh, daß die abnorme Steigerung des respiratorischen Quotienten hauptsächlich von einer Erhöhung der CO_2-Ausscheidung herrührte, die besonders durch das Aufbinden und die unnatürlichen Verhältnisse bedingt würde. Da eine gewisse Gewöhnung eintrat, und die CO_2-Ausscheidung in

einem zweiten Versuche an demselben Tier stets eine bedeutende Abnahme zeigte, so liegt wohl der Gedanke nahe, daß vor allem die anfänglich erfolgenden Versuche des Frosches, sich aus der abnormen Lage zu befreien, die Ursache der gesteigerten CO_2-Ausscheidung waren. Aber auch der nicht aufgebundene, normal atmende Frosch der Kontrollversuche zeigte noch einen abnorm hohen respiratorischen Quotienten (im Mittel 0,96), was Krogh auf die durch die Kleinheit des Behälters bedingte unnatürliche Lage und Einschränkung der Bewegungsfreiheit zurückführt. Es ist aber wohl zu berücksichtigen, daß bei der angewendeten Methodik der O_2-Gehalt der zirkulierenden Luft im Verlaufe des Versuches immer mehr absank; da die ganze Luftmenge im Respirationsapparat sehr gering war (262 ccm in dem zur Messung der Hautatmung, 110 ccm in dem zur Messung der Lungenatmung dienenden Apparat), so muß wohl am Ende der Versuche (deren Zeitdauer leider nicht angegeben ist) ein erheblich geringerer O_2-Druck geherrscht haben, der vielleicht eine Verminderung der O_2-Aufnahme nach sich zog und so gleichfalls (auch in den Kontrollversuchen) ein Ansteigen des respiratorischen Quotienten verursachte. Tatsächlich finden sich bei diesen Versuchen niemals, auch nicht zur Zeit des intensivsten Gaswechsels jene hohen Werte, wie sie Bohr beobachtet hatte.

Den bei diesen Versuchen gefundenen absoluten Werten dürfte daher eine größere Bedeutung kaum beizumessen sein; für die Frage nach dem Anteil der Haut- und der Lungenatmung an dem Gaswechsel aber haben Kroghs Untersuchungen eine Reihe überaus interessanter und wichtiger Resultate ergeben, welche durch die eben erörterten Mängel der Methodik wohl nicht wesentlich beeinträchtigt werden.

Das wichtigste Ergebnis von Kroghs Untersuchungen war die Feststellung, daß, wie dies schon Bohrs Versuche hatten vermuten lassen (s. oben), die Atmungsfunktion der Haut und der Lungen besonders bei *Rana fusca* deutlich gesondert ist, indem nämlich die Kohlensäure hauptsächlich durch die Haut ausgeschieden, der Sauerstoff hingegen hauptsächlich durch die Lungen aufgenommen wird. Infolgedessen ist der respiratorische Quotient der Hautatmung sehr hoch und jener der Lungenatmung sehr niedrig (der erstere ergab sich bei *Rana fusca* im Mittel zu 2,48, der zweite zu 0,43). Das Verhältnis der Haut- und der Lungenatmung erwies sich bei *Rana fusca* und bei *Rana esculenta* sehr wesentlich verschieden, indem bei der letzteren die Haut ein viel wichtigeres Atmungsorgan ist als bei der ersteren. *Rana esculenta* nimmt unter normalen Umsänden etwa ebensoviel Sauerstoff durch die Haut auf wie durch die Lungen, *Rana fusca* hingegen bloß die Hälfte; die erstere scheidet etwa sechsmal so viel Kohlensäure durch die Haut aus wie durch die Lungen, die zweite nur etwa dreimal so viel.

Die Untersuchung der Atmung zu verschiedenen Jahreszeiten ergab bei *Rana fusca*, daß der Gaswechsel durch die Haut das ganze Jahr ziemlich konstant ist, mit der Ausnahme, daß die CO_2-Ausscheidung zur Laichzeit einen beträchtlichen Anstieg aufweist; der Lungengaswechsel hingegen zeigt sehr große Schwankungen, ein Maximum zur Laichzeit, ein Minimum im Winter, wo die CO_2-Ausscheidung durch die Lungen sehr niedrige Werte erreichen kann. Danach wird also bei Erhöhung des Gaswechsels die Mehraufnahme von Sauerstoff ausschließlich durch die Lungen, die Mehrabgabe von Kohlensäure bis zu einer gewissen Grenze gleichfalls durch die Lungen und über diese hinaus durch die Haut bewirkt; die O_2-Aufnahme durch die Haut aber bleibt völlig konstant. Das beistehende Diagramm von Krogh (Fig. 63) erläutert diese Verhältnisse in sehr anschaulicher Weise.

Die Untersuchung der durch die Gefangenschaft in viel höherem Maße beeinflußten *Rana esculenta* ergab sehr viel größere Schwankungen, die, abgesehen von der oben erwähnten Feststellung der größeren respiratorischen Bedeutung der Haut, keine sicheren Schlußfolgerungen zuließen. Besonders variabel ist die CO_2-Ausscheidung durch die Lungen, die im Winter fast bis Null fallen kann, während andererseits auch die bedeutende Steigerung der CO_2-Ausscheidung bei künstlicher Erwärmung in überwiegendem Maße durch die Lungen bewirkt wird. Wird *Rana esculenta* unter Wasser gehalten, so sinkt die O_2-Aufnahme stark ab; die CO_2-Werte waren unzuverlässig, ergaben aber, daß die CO_2-Ausscheidung jedenfalls auch im Wasser keinen Schwierigkeiten begegnet.

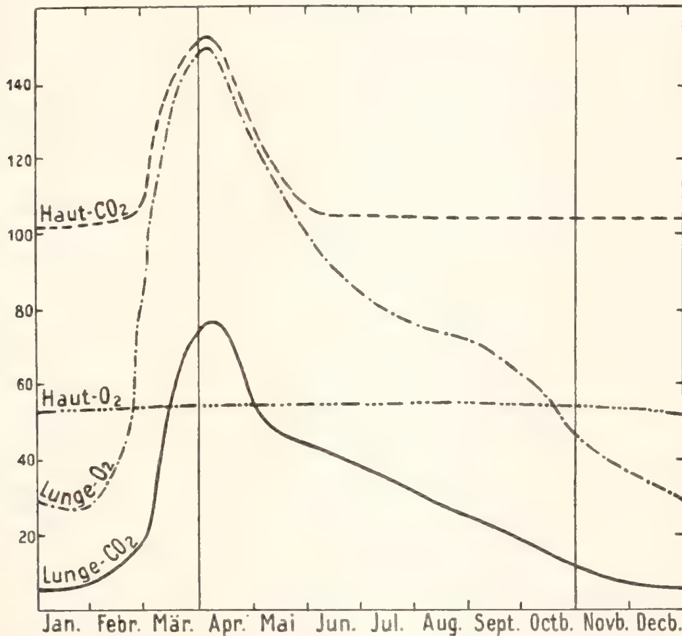


Fig. 63. Graphische Darstellung der Größe des Haut- und Lungengaswechsels bei *Rana fusca* zu verschiedenen Jahreszeiten, nach KROGH. Die Ordinaten bedeuten Kubikzentimeter pro Kilogramm und Stunde.

Einige weitere Versuchsreihen KROGHS, welche zu der Frage nach den den Gasaustausch bewirkenden Kräften in inniger Beziehung stehen, sollen weiter unten besprochen werden; desgleichen sollen einige Angaben über die Bedeutung der Hautatmung bei lungenlosen Salamandriden bei Erörterung der Mundhöhlenatmung Erwähnung finden.

c) Reptilien.

Die Atmung der Reptilien ist zweifellos sehr viel lokalisierter als jene der Amphibien. Die durch die Vervollkommnung der Lunge bewirkte Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche (vgl. p. 192 f.), sowie die verbesserte Atmungsmechanik, der bereits das Prinzip der

Warmblüteratmung zugrunde liegt, und vor allem die mangelnde Eignung der meist mit einem dicken Schuppenpanzer bekleideten Haut als Atmungsorgan, machen es, obwohl direkte Untersuchungen hierüber kaum angestellt wurden, sehr wahrscheinlich, daß die Lungen hier bereits eine ähnliche prädominierende Rolle als Atmungsorgane spielen wie bei den höheren Tieren. Daß die Hautatmung allein unter Wasser nicht ausreicht, um das Leben zu erhalten, hat schon W. Edwards (25, p. 127) angegeben. Bei den Schlangen und Schildkröten würde nach ihm die Lungenatmung allein das Leben zu erhalten vermögen; Eidechsen hingegen, die in Wasser gehalten waren und Luft atmen konnten, sah er nach wenigen Stunden zugrunde gehen. Trotz ihrer schuppigen Haut würde also der Gasaustausch durch sie zum Leben unentbehrlich sein, wie Edwards glaubt wegen der Kleinheit der Lungen; doch liegt es wohl näher, die Ursache des Todes bei diesen Versuchen in der Erschwerung der Lungenatmung zu suchen.

Immerhin hat Krogh (43), der einige vergleichende Versuche über die Hautatmung der Wirbeltiere anstellte, sogar bei der Schildkröte (*Emys europaea?*) eine schwache Hautatmung feststellen können. Das Tier befand sich in einem kleinen Glasbehälter und atmete durch eine aus dem Gefäß herausgeführte Trachealkanüle. Die das Tier umgebende Luft wurde am Ende des 18—29 Stunden währenden Experimentes analysiert. Es ergab sich bei 23° C in zwei Versuchen eine O_2-Aufnahme von 1,1 bzw. 0,9 ccm pro Kilogramm und Stunde und eine CO_2-Abgabe von 1,6 bzw. 1,1 ccm; bei 4° C wurden 0,15 ccm O_2 pro Kilogramm und Stunde aufgenommen und 0,5 ccm CO_2 abgegeben. Unter der Voraussetzung, daß durch den Panzer kein Gasaustausch erfolgt, und daß die übrigbleibende Hautfläche etwa 4 qcm für 1 g Gewicht beträgt, würde sich als Maximalwert die O_2-Aufnahme durch die Haut zu 0,1 ccm pro Quadratdezimeter ergeben. Es erscheint jedoch fraglich, ob nicht auch dieser Wert noch viel zu hoch ist; es besteht, wie weiter unten erörtert werden soll, die Möglichkeit, daß auch bei den Reptilien die Mundhöhlenatmung eine gewisse Rolle spielt; da diese in Kroghs Versuchen nicht berücksichtigt ist, und der etwa durch die Mundhöhle bewirkte Gasaustausch bei der angewendeten Versuchsmethodik gleichfalls auf die Luft des Tierbehälters einwirkte, so kann von dem als „Hautatmung" gedeuteten Wert ein mehr oder minder großer Teil in Wahrheit auf Kosten der Mundventilation zu setzen sein.

2. Die Kräfte, welche den Gasaustausch durch die Haut und die Lungen vermitteln.

Die Frage nach den Kräften, welche den Gasaustausch durch die Haut und durch die Lungen vermitteln, ist von zwei verschiedenen Gesichtspunkten aus angegangen worden. Einmal hat man an den ausgeschnittenen Organen untersucht, ob der Durchgang von Gasen durch dieselben den Gesetzen der Diffusion gehorcht oder nicht, und ob ihre physikalische Permeabilität eine ausreichende ist, um den Gaswechsel des Organismus erhalten zu können, andererseits hat man festzustellen getrachtet, ob die am lebenden Organismus tatsächlich zu beobachtenden Erscheinungen des Gasaustausches mit den Gesetzen der Diffusion vereinbar sind.

Die Durchgängigkeit der ausgeschnittenen Froschhaut für Kohlensäure ist von Reid und Hambly (60) untersucht worden.

Sie brachten ein Stück Haut, das durch Durchspülung mit NaCl-Lösung blutfrei gemacht worden war, in einen besonderen Apparat, der im wesentlichen aus zwei gleichen Zylinderhälften bestand, deren eine mit CO_2-freier Luft und deren andere mit CO_2-haltiger Luft von bekannter Zusammensetzung gefüllt war; zwischen beiden wurde das Hautstück luftdicht ausgespannt. Da die Verfasser festgestellt hatten, daß das Flimmerepithel des Pharynx nach 18-stündiger Einwirkung von 2,3 Proz. CO_2 noch tätig ist, so wurde als sicher unschädlich ein CO_2-Gehalt von höchstens 2 Proz. angewandt. Es wurden jedesmal zwei Versuche mit gleich großen Hautstücken ein und desselben Frosches angestellt und bei dem einen die innere bei dem anderen Versuche die äußere Hautfläche mit der CO_2-Atmosphäre in Berührung gebracht. Die Bestimmung der Gesamtkohlensäure vor und nach dem Versuch (berechnet aus dem CO_2-Gehalt und dem bekannten Volumen der Apparatteile) ergab die CO_2-Produktion während des Versuches, die Untersuchung des CO_2-Gehaltes in den beiden Apparathälften ergab die Menge der von innen nach außen, bzw. von außen nach innen diffundierten Kohlensäure.

Sämtliche Versuche ergaben übereinstimmend, daß die Menge der in einer der beiden Richtungen durch gleiche Hautstücke in der gleichen Zeit hindurchtretenden Kohlensäure fast genau gleich ist, so daß zur Annahme des Eingreifens einer vitalen Tätigkeit (bei welcher die Abgabe der Kohlensäure von innen nach außen stärker sein sollte als umgekehrt) keine Veranlassung besteht. Allein es liegt wohl auf der Hand, daß diese Beobachtungen keinerlei Schlußfolgerung auf die Funktion der Haut unter normalen Bedingungen zulassen, wo die Kohlensäure ja gar nicht die ganze Dicke der Haut zu durchwandern hat, sondern aus der Blutbahn durch die Kapillarwand und das sie überdeckende Epithel abgegeben wird. Daß eine etwa existierende sekretorische Tätigkeit dieser Kapillarendothelien oder der Epithelzellen auch unter den so veränderten Bedingungen an der blutleeren Haut zum Ausdruck komme, ist zum mindesten nicht erforderlich.

Der gleiche Einwand gilt offenbar auch für die in analoger Weise an der ausgeschnittenen Lunge angestellten Versuche, deren Bedeutung jedoch in dem Nachweis einer sehr leichten Durchgängigkeit der Lungenwand für Gase besteht. Schon vor längerer Zeit hat Zuntz (74) einen Versuch mitgeteilt, der die große Permeabilität der Froschlunge für Kohlensäure beweist: Man bindet den Bronchus einer nur schwach mit Luft gefüllten Lunge ab und versenkt diese in einen mit Kohlensäure gefüllten Zylinder. Da die Kohlensäure infolge ihres hohen Absorptionskoeffizienten viel rascher hineindiffundiert als die atmosphärische Luft heraus, so bläht sich die Lunge rasch auf. Durch die wenigen Quadratzentimeter ihrer Oberfläche treten in einer Minute mehrere Kubikzentimeter Kohlensäure hindurch, obwohl hierbei die zu durchwandernde Schicht wenigstens doppelt so dick ist als bei der Diffusion aus dem Blut. Zuntz folgerte daraus, daß die Diffusion zur Erklärung des Gasaustausches vollständig genüge.

Neuerdings haben Löwy und Zuntz (50) eine analoge Versuchsanordnung zu eingehenderen Studien über die Diffusion von CO_2 und N_2O durch die Froschlunge verwendet.

Die Lunge wurde mit dem Gas sorgfältig ausgespült und dann mittels einer graduierten Spritze mit einer abgemessenen Menge desselben gefüllt. Nach einer Minute wurde die in der Lunge enthaltene Gasmischung wieder in die Spritze zurückgesaugt und die eingetretene Volumänderung bestimmt. In einigen Versuchen wurde auch die mit Luft gefüllte Lunge in einen das Gas enthaltenden Zylinder getaucht (wie bei dem oben erwähnten Verfahren) und die Aufblähung der Lunge gemessen. Nach Beendigung des Versuches wurde sie wieder zu mittlerer Füllung aufgeblasen und unter der Voraussetzung, daß die Lunge nicht wesentlich von der Form einer Kugel abweicht, aus dem bekannten Voluminhalt ihre Oberfläche berechnet. Ferner wurde die Dicke der Lungenwand gemessen, entweder mit der Mikrometerschraube durch Einstellung erst der äußeren und dann der inneren Lungenwand oder mittels des Okularmikrometers an Querschnitten der gehärteten und in Paraffin eingebetteten Lunge. Unter Zugrundelegung der von Hüfner gefundenen Konstanten ließ sich der Diffusionskoeffizient und aus der berechneten Lungenoberfläche und der gemessenen Volumänderung die in 1 Minute durch die Lungenwand durchdiffundierte Gasmenge bestimmen.

Es ergab sich nun das merkwürdige Resultat, daß die Lungenwand der Diffusion der Kohlensäure einen sehr viel geringeren Widerstand entgegengesetzt als eine gleich dicke Wasserschicht. Obwohl nun die Verfasser in besonderen Versuchen mit alkalischen Lösungen feststellten, daß die Alkaleszenz die Diffusion der Kohlensäure beschleunigt, so kann diesem Umstande nach ihrer Ansicht bei der Diffusion durch die Lunge doch keine merkliche Bedeutung zukommen, da auch die Versuche mit N_2O, sowie Versuche mit Lungen, die in schwach angesäuerten Lösungen gelegen hatten, zu den gleichen Resultaten führten. Die Versuche, bei welchen die Kohlensäure von außen nach innen diffundierte, ergaben eine geringere Durchgangsgeschwindigkeit entgegen dem, was bei Annahme einer aktiven Sekretionstätigkeit zu erwarten gewesen wäre; wenn diese Erscheinung auch sicher rein physikalisch zu erklären sein dürfte (dadurch, daß die in die Lunge hineindiffundierende Kohlensäure das Druckgefälle herabsetzt), so würde sie nach den Autoren doch jedenfalls gegen ein Eingreifen der Zelltätigkeit beim CO_2-Transport sprechen.

Löwy und Zuntz kommen somit auf Grund ihrer Versuche zu dem Schluß, daß *N_2O und CO_2 durch die Lunge erheblich schneller (etwa doppelt so schnell) diffundieren als durch eine gleich dicke Wasserschicht*, und daß dieses Verhalten von den Lebensprozessen und von der chemischen Reaktion der Gewebe unabhängig ist. Die Ursache dieses merkwürdigen Verhaltens muß anscheinend in einem besonderen Absorptionsvermögen der Lungensubstanz gesucht werden; denn die Verfasser beobachteten, daß auch *trockene* Lungensubstanz mehr als doppelt soviel Kohlensäure absorbiert als reines Wasser, und daß selbst das angesäuerte Lungengewebe noch einen um 20 Proz. höheren Absorptionskoeffizienten zeigt als Wasser.

So bemerkenswert nun auch diese — übrigens besonders in Hinsicht auf die beim Warmblüter herrschenden Verhältnisse ausgeführten — Untersuchungen von Löwy und Zuntz an sich sind, so können sie, wie schon eingangs betont, in Anbetracht der ganz abnormen Bedingungen, unter denen sie angestellt waren, doch nicht *direkt* zur Beurteilung der am lebenden Tier sich abspielenden Erscheinungen des Gaswechsels verwertet werden.

Das zweite Verfahren, nämlich die Untersuchung, ob die am lebenden Tier zu beobachtenden Gaswechselphänomene mit den Gesetzen der Diffusion vereinbar sind, wurde von der BOHRschen Schule eingeschlagen [1]).

MAAR (51) untersuchte den Einfluß, den die Durchschneidung und die Reizung des Vagus und Sympathicus auf den Gaswechsel von Schildkröten ausübt, bei denen durch Einbinden von Kanülen in die beiden Zweige der hoch oben sich teilenden Luftröhre der Gaswechsel jeder Lunge gesondert untersucht wurde. Es ergab sich, daß die Durchschneidung des Vagus-Sympathicus am Halse ein bedeutendes Steigen der O_2-Aufnahme in der entsprechenden Lunge und in der anderen ein ebenso starkes Absinken derselben hervorruft. Die CO_2-Ausscheidung ändert sich im gleichen Sinne, aber nicht so stark, so daß der respiratorische Quotient der Lunge mit durchschnittenen Nerven erheblich absinkt und jener der anderen ansteigt, während der gesamte Lungengaswechsel unverändert bleibt. Nach Atropinvergiftung bleibt die Wirkung der Durchschneidung aus. Die Durchschneidung des zweiten Vagus-Sympathicus hebt die Wirkung der ersten Durchschneidung wieder auf. Da die Durchschneidung des Vagus allein (weiter abwärts nach Sonderung der beiden Nervenstämme) die gleiche Wirkung hat wie die Durchschneidung des Vagus-Sympathicus, die Durchtrennung des Sympathicus allein hingegen keine oder nur unbedeutende und inkonstante Folgen nach sich zieht, so beruht der oben beschriebene Effekt auf der Ausschaltung des Vagus. Die Versuche mit künstlicher Reizung hatten ein sehr unbestimmtes Resultat; nur in einem Falle gelang es, ein den Folgen der Durchschneidung entgegengesetztes Erscheinungsbild zu erzielen. MAAR deutete seine Versuchsergebnisse dahin, daß der Vagus die O_2-Sekretion in der Lunge hemme und einen konstanten Tonus besitze, weshalb seine Durchschneidung die O_2-Sekretion steigere.

Um zu entscheiden, ob die Wirkung der Vagusdurchschneidung tatsächlich auf einer Beeinflussung der sekretorischen Tätigkeit der Lunge beruhe, oder — eine Annahme, die offenbar sehr naheliegt — auf vasomotorischen Einflüssen [2]), untersuchte MAAR (52) in einer zweiten Arbeit den Einfluß, den die Kompression einer Lungenarterie bei Schildkröten auf den Gaswechsel der Lunge ausübt. Eine deutliche und eindeutige Wirkung war nur bei vollständiger Kompression zu beobachten, und zwar äußerte sie sich regelmäßig in einer Herabsetzung der O_2-Aufnahme in der betreffenden Lunge und einem entsprechenden Ansteigen in der Lunge der Gegenseite. Die CO_2-Ausscheidung sank in der anämischen Lunge gleichfalls, aber minder stark als die O_2-Aufnahme und stieg in der anderen Lunge wenig oder gar nicht. Im allgemeinen waren also, wie leicht einzusehen, die Folgen der Kompression der Lungenarterie fast genau entgegengesetzt jenen der Vagusdurchschneidung. Gleichwohl

1) Der Vollständigkeit und der Kuriosität halber seien auch Versuche von COUVREUR (20) erwähnt, der durch die Lunge einer Eidechse und eines Frosches statt Luft physiologische Kochsalzlösung leitete und in dem wohl nicht sehr überraschenden Ergebnis, daß die Tiere zugrunde gingen, ein Argument gegen die Diffusionstheorie sah!

2) Eine allerdings andersartige Beeinflussung des Gaswechsels der Schildkröten durch Vagusdurchschneidung (primäre Steigerung und spätere Herabsetzung des Gesamtgaswechsels, insbesondere der CO_2-Ausscheidung) war schon von FANO (26) beobachtet und auf Aenderungen der Blutversorgung zurückgeführt worden.

hielt der Verfasser an seiner ursprünglichen Deutung der Vaguswirkung fest, und machte gegen die für jeden Unbefangenen wohl zwingend erscheinende Schlußfolgerung, daß die Wirkungen der Vagotomie einfach auf Aenderungen der Blutversorgung zurückzuführen seien, die geringfügigen Unterschiede in dem Verhalten des Gaswechsels in beiden Fällen geltend, die aber offenbar leicht dadurch zu erklären sind, daß die Folgen einer abnormen Blutleere und einer abnormen Blutfülle ja nicht genau entgegengesetzt sein müssen. Als, wie er glaubt, entscheidenden Beweis dafür, daß es sich bei beiden Eingriffen um verschiedene Ursachen handle, führt MAAR die direkte Beobachtung der Lunge an: nach Kompression der Lungenarterie zeigt die betreffende Lunge eine deutliche Blässe, während die Lunge nach Vagusdurchschneidung keine merkliche Farbenänderung erkennen läßt. Daß dieser „Beweis“ auf sehr unsicheren Füßen ruht, liegt wohl klar zutage.

In der Tat hat die Nachprüfung der MAARschen Versuche durch KROGH (44, 45) ihre Ergebnisse zwar in vollem Umfange bestätigt, gleichzeitig aber auch ihre Zurückführung auf vasomotorische Einflüsse auf das überzeugendste dargetan. KROGH konnte in Versuchen an *Testudo graeca* durch Messung des durch die Lungenvene einer Seite fließenden Blutvolumens nachweisen, daß die Verteilung des Blutstromes zwischen den beiden Lungen und bis zu einem gewissen Grade auch zwischen den Lungen und dem übrigen Körper durch einen Kontraktionszustand der Lungengefäße reguliert wird und unter dem Einfluß von vasokonstriktorischen Fasern steht, welche zu jeder Lunge durch den Vagus der betreffende Seite gelangen, der mithin der vasomotorische Nerv der Lunge ist. Diese Fasern besitzen einen Tonus, weshalb ihre Durchschneidung eine Erweiterung der Blutgefäße der betreffenden Seite herbeiführt, von welcher die von MAAR beobachteten Aenderungen des Gaswechsels abhängen. Daß nach Durchschneidung eines Vagus die Lunge der Gegenseite keine Farbenänderung zeigt, rührt nach KROGH davon her, daß durch diesen Eingriff nicht das Volumen der in der betreffenden Lunge anwesenden Blutmenge (von welcher die Farbe abhängt), sondern das Volumen der in einer gegebenen Zeit durchfließenden Blutmenge und damit der Gaswechsel geändert wird. Auf die Gasspannung hat die Durchschneidung eines oder beider Vagi keinen Einfluß, wie dies nach der Sekretionstheorie der Fall sein müßte. Die Beobachtung MAARS schließlich, daß die nach Durchschneidung eines Vagus eintretende Steigerung der CO_2-Abgabe geringer ist als die Steigerung der O_2-Aufnahme erklärt sich nach KROGH in einfacher Weise daraus, daß mit steigender CO_2-Abgabe die CO_2-Tension der Lungenluft zunimmt und dadurch das Druckgefälle für die CO_2-Abgabe und damit diese selbst vermindert wird, während die gleiche Verminderung des Druckgefälles für die O_2-Aufnahme nicht merklich ins Gewicht fällt, weil sich das Hämoglobin auch bei geringerem Druck des Sauerstoffs mit ihm sättigt. Weitere Versuche von KROGH, welche die völlige Uebereinstimmung des Gasaustausches in der Schildkrötenlunge mit den Gesetzen der Diffusion dartun, sollen später erörtert werden.

Im Anschluß an seine oben besprochenen Versuche hat KROGH (42) auch beim Frosch die nervöse Beeinflußbarkeit des Gaswechsels durch die Lunge und die Haut untersucht. Die Durchschneidung der ganzen Vagi oder deren Haut- bzw. Lungenäste ließ den Gasaustausch

durch die Haut vollkommen unbeeinflußt, die O_2-Aufnahme in den Lungen zeigte eine geringe Aenderung, meist eine Abnahme. Obwohl Krogh, der zu jener Zeit auch die von Maar seinen Versuchen gegebene Deutung noch für richtig hielt, auf Grund dieser Versuche das Vorhandensein von Vagusfasern, welche den Gaswechsel direkt beeinflussen, als wahrscheinlich betrachtete, ist es wohl klar, daß diese geringfügigen Aenderungen durch vasomotorische Einflüsse vollkommen ausreichend erklärbar sind. Bemerkenswert dagegen waren die Resultate, welche die Beimengung von Kohlensäure (1—3,5 Proz.) zu der die Haut umgebenden Atmosphäre auf den Gaswechsel ausübte. Daß hierdurch eine Herabsetzung der CO_2-Ausscheidung durch die Haut und eine Steigerung der CO_2-Ausscheidung durch die Lungen bewirkt wurde, ist nicht weiter verwunderlich; merkwürdigerweise stieg aber auch die O_2-Aufnahme durch die Lungen bedeutend an, während jene durch die Haut ziemlich unverändert blieb. Um nun festzustellen, wodurch diese Steigerung der O_2-Aufnahme in der Lunge bewirkt wird, führte Krogh verschiedene Nervendurchschneidungen aus, welche zu dem interessante Resultate führten, daß diese Steigerung der O_2-Aufnahme nach Durchtrennung der Hautäste, nicht aber der Lungenäste der Vagi völlig ausblieb. Daraus folgt, daß es sich um einen Reflex handelt, der durch die Erhöhung des CO_2-Gehaltes der Luft in der Haut ausgelöst wird. Da dieser Reflex nicht durch die Vagi den Lungen übermittelt wird, so wären nach Krogh nur zwei Möglichkeiten vorhanden, entweder, daß die Erregung auf einer anderen Bahn zur Lunge gelangt, welche Annahme jedoch der Schwierigkeit begegnet, daß andere zu der Lunge zutretende Fasern als jene des Vagus beim Frosch nicht bekannt sind, oder daß es sich um eine Beeinflussung des Gesamtgaswechsels handelt, die in einer Steigerung der O_2-Aufnahme durch die Lungen zum Ausdruck kommt, was damit übereinstimmen würde, daß tatsächlich die gesamte O_2-Aufnahme in allen diesen Versuchen eine beträchtliche Steigerung aufwies.

Eine weitere Versuchsreihe Kroghs behandelt die CO_2-Spannung in der Lungenluft. Die Versuche wurden in der Weise angestellt, daß durch die in den Kehlkopf eingebundene Kanüle (s. o.) eine bestimmte Menge Luft von bekannter Zusammensetzung in die Lunge eingeführt und nach längerem Verweilen daselbst wiederum analysiert wurde. Es zeigte sich, daß die CO_2-Spannung in der Lungenluft selbst nach sehr langem Verweilen außerordentlich niedrig war, meist $^1/_2$—1 Proz. Die subkutane Injektion von Atropin rief ein bedeutendes Ansteigen der CO_2-Spannung der Lungenluft (mitunter um mehr als 50 Proz.) hervor, deren Ursache nicht in einer Steigerung der CO_2-Produktion gesucht werden konnte, da die Gesamtkohlensäureausscheidung unverändert blieb.

Auf Grund der Gesamtheit seiner Versuche (der im vorangehenden Abschnitte und der eben erörterten) und unter Zugrundelegung der zu Beginn dieses Kapitels (vgl. p. 195) angeführten Daten über die Größe der respiratorischen Oberflächen der Haut und der Lunge suchte Krogh nun die Frage zu beantworten, durch welche Kräfte der Gasaustausch beim Frosch vermittelt werde. — Was zunächst die Ausscheidung der Kohlensäure anlangt, so ist die ungeheuere Differenz zwischen der CO_2-Abgabe durch die Haut und jener durch die Lungen nach Krogh durch die Annahme einer freien Diffusion durch beide

Organe in keiner Weise zu erklären, denn in dem von ihm als Ausgangspunkt der Betrachtungen gewählten Beispiel würde die CO_2-Ausscheidung durch 1 qcm Haut jene durch 1 qcm Lunge um mehr als das 20-fache übertreffen. Dann aber sind nur zwei Möglichkeiten gegeben: entweder die CO_2-Ausscheidung durch die Haut erfolgt durch einen Sekretionsprozeß, oder aber es findet in der Lunge eine Retention von Kohlensäure statt.

Eine Reihe von Momenten sprechen nach Krogh zugunsten der letzteren Annahme, so die außerordentlich geringe Größe der CO_2-Abgabe durch die Lunge, ihre Veränderlichkeit unter nervösen Einflüssen, und andererseits der Umstand, daß die CO_2-Ausscheidung durch die Haut sich vollkommen gemäß der Diffusionshypothese verhält, da sie durch Nerven nicht beeinflußt wird, da sie das ganze Jahr hindurch ziemlich konstant bleibt und nur zur Zeit des gesteigerten Gaswechsels im Frühjahr eine Erhöhung aufweist, während sie durch eine Vermehrung des CO_2-Gehaltes der umgebenden Atmosphäre herabgesetzt wird. Die angenommene Hemmung der CO_2-Ausscheidung in der Lunge könnte nur von peripheren in der Lunge gelegenen Ganglien ausgehen, da sie nach Durchschneidung der Lungennerven und selbst nach Zerstörung des ganzen Zentralnervensystems bestehen bleibt. Die Steigerung der CO_2-Spannung in der Lunge bei Atropinvergiftung würde sich durch Lähmung dieser Ganglien erklären, deren Tonus auch durch nervöse Einflüsse auf reflektorischem Wege gesteigert oder herabgesetzt werden könne. Der Mechanismus dieser Hemmung könnte entweder in einer Undurchgängigkeit der Lungenwand für Kohlensäure bestehen, die aber dann eine nur partielle und veränderliche sein müßte, oder aber er müßte — was Krogh für wahrscheinlicher hält — darin bestehen, daß die Lungenzellen die eindiffundierende Kohlensäure wieder ins Blut zurücksezernieren (!!). Die biologische Bedeutung einer solchen Hemmung der CO_2-Ausscheidung würde wohl darin zu suchen sein, daß die Anwesenheit einer gewissen CO_2-Menge für den Ablauf von fermentativen Vorgängen von Bedeutung sei[1]).

Auch die O_2-Aufnahme wäre nach Krogh durch die Annahme reiner Diffusionsvorgänge kaum verständlich. Die sehr viel größere O_2-Aufnahme durch die kleinere respiratorische Oberfläche der Lunge ist nach ihm durch die bessere Blutversorgung und günstigere Diffusionsbedingungen nicht erklärbar. Während ferner die O_2-Aufnahme durch die Haut der Einwirkung des Organismus vollständig entzogen ist und daher sicher lediglich durch Diffusion bewirkt wird, kann die O_2-Aufnahme durch die Lunge innerhalb weiter Grenzen vom Organismus reguliert werden, wie die Verschiedenheit der O_2-Aufnahme in den einzelnen Jahreszeiten, ihre Beeinflussung durch die Durchschneidung der Vagi und ihre reflektorische Steigerung bei Einwirkung von Kohlensäure auf die Haut beweist. Diese Regulation kann nur entweder durch vasomotorische Einflüsse bewirkt werden, was Krogh besonders deshalb für unglaubwürdig hält, weil der auch mit vaso-

---

1) Barcroft und King (5) haben, ohne im übrigen ein Urteil über die Kroghsche Hypothese der CO_2-Retention in der Froschlunge abgeben zu wollen, darauf hingewiesen, daß eine solche Zurückhaltung von Kohlensäure für Kaltblüter aus dem Grunde von besonderem Vorteile sein könne, weil das gerade bei niedriger Temperatur sehr geringe Dissoziationsvermögen des Oxyhämoglobins durch die Anwesenheit von Kohlensäure eine Steigerung erfährt.

motorischen Apparaten versehenen Haut eine derartige Regulation völlig abgeht, oder sie beruht, wie Krogh daher annimmt, auf einer Regulation von Sekretionsprozessen.

Die unbefangene Betrachtung wird diese ganze im Dienste der Sekretionstheorie stehende Beweisführung, die zum Teil zu so befremdlichen Resultaten geführt hat, ebensowenig zwingend finden wie die von Krogh selbst später widerlegte Deutung der Maarschen Versuche, die diesen Experimenten noch zugrunde liegt. Da — um zuerst die O_2-Aufnahme zu erörtern — die neuen Versuche Kroghs den Nachweis erbracht haben, daß die Blutversorgung der Schildkrötenlunge bedeutenden, auf nervösem Wege regulierbaren Schwankungen unterworfen ist, denen die O_2-Aufnahme parallel geht, so liegt offenbar kein Grund vor, die beim Frosch unter verschiedenen Bedingungen beobachteten Schwankungen der O_2-Aufnahme auf andere als vasomotorische Einflüsse zu beziehen. Die verschiedene Permeabilität der Lunge und der Haut für Sauerstoff kann den verschiedenen Anteil der beiden Organe am O_2-Gaswechsel, eine stärkere Blutversorgung und vor allem auch die von Hoffmann (vgl. p. 195) beobachtete Zunahme der respiratorischen Oberfläche im Frühjahr durch Vergrößerung der Lungensepten kann das gewaltige Ansteigen der O_2-Aufnahme durch die Lungen um diese Zeit völlig befriedigend erklären.

Schwieriger zweifellos, aber gleichfalls durchaus nicht unmöglich ist eine Erklärung des eigenartigen Verhaltens der CO_2-Ausscheidung bei Annahme rein physikalischer Vorgänge. Hier ist zunächst zu berücksichtigen, daß die Ausscheidung der Kohlensäure in der Lunge, in welcher sich ein abgeschlossenes Luftvolumen befindet, immerhin gegen einen gewissen Druck zu erfolgen hat, der die Diffusionsgeschwindigkeit herabsetzt, während an der Oberfläche der Haut der CO_2-Druck andauernd nahezu gleich Null ist. Es ließe sich ferner sehr wohl denken, daß die Haut infolge ihrer besonderen chemischen Beschaffenheit eine viel größere Permeabilität für die Kohlensäure besitzt als die Lungenwand. Hierbei könnte besonders der Anwesenheit der überaus zahlreichen Hautdrüsen eine Bedeutung zukommen. Wenn diese auch nicht selbst als Respirationsorgane fungieren, wie dies Harley (33) angenommen hatte, so könnte doch ihr Sekret entweder einfach infolge der dadurch bewirkten immerwährenden Durchfeuchtung der Haut oder vielleicht auch infolge seiner chemischen Eigenschaften den Durchtritt der Kohlensäure erleichtern. Die nach Atropinvergiftung eintretende Steigerung der CO_2-Spannung der Lungenluft wäre auf Grund dieser Annahme einfach dadurch erklärbar, daß das Atropin die Tätigkeit dieser Drüsen lähmt, hierdurch die Permeabilität der Haut und damit auch die Abgabe der Kohlensäure durch dieselbe vermindert, was naturgemäß ein Ansteigen des CO_2-Druckes im Blute und daher auch in der Lunge zur Folge hätte. Mag diese Deutung auch mancherlei Schwierigkeiten begegnen, so wird man sich doch leichter zu ihr als zu der verzweifelten Annahme Kroghs entschließen können, daß ein sonst überall der Ausscheidung der Kohlensäure dienendes Organ hier eine Zurückhaltung derselben im Organismus bewirken solle (!). In der Tat hat Krogh (46) selbst seinen Standpunkt inzwischen vollständig geändert und betrachtet seine Versuche in keiner Weise mehr als Stütze einer wie immer gearteten Sekretion. Auch nach ihm sind seine früheren Versuchsergebnisse mit der Diffusionstheorie vereinbar, wenn man an-

nimmt, daß die Haut wegen ihrer Dicke für den Durchgang des Sauerstoffs viel ungünstiger ist als die Lunge, während dies bei der rasch diffundierenden Kohlensäure keine Rolle spielt, und daß daher in der Lunge Blut von niedrigem O_2-Druck und — wegen der Beimischung großer Blutmengen, welche die Haut bereits passiert haben — auch niedrigem CO_2-Druck mit der Luft in Gasaustausch tritt.

Nach Maar hat Spallitta (67) Untersuchungen über den Mechanismus des Lungengaswechsels bei Schildkröten (*Thalassochelys caretta*) angestellt, die ihn gleichfalls zur Annahme einer O_2-Sekretion in der Lunge führten. Er durchschnitt den einen der beiden Bronchien, in welche sich die Trachea am Halse teilt, füllte die betreffende Lunge mit Luft oder einem Gasgemisch von bekannter Zusammensetzung und ließ dieses nach Verschluß des Bronchus und Zurückbringen des Tieres ins Wasser mit dem Lungenblut in Gasaustausch treten. Nach mehreren (bis zu 17 Stunden) wurde das Gasgemisch aufgesaugt und analysiert. Unter normalen Bedingungen zeigte die Broncho-Pulmonalluft in vier Versuchen die folgende Zusammensetzung: 3,32—3,71 Proz. CO_2, 12,14—18,16 Proz. O_2, 78,25—84,54 Proz. N_2. Wurde atmosphärische Luft in die abgeschlossene Lunge injiziert und nach längerem Verweilen untersucht, so ergab sich, daß der CO_2-Gehalt zu- und der O_2-Gehalt abgenommen hatte, mitunter bis zu völligem Verschwinden. Bei Injektion eines CO_2-reichen und O_2-armen Gasgemisches nahm der Gehalt des einen wie des anderen Gases ab, so daß sich das Gesamtvolumen stark verminderte. Eine geringe Verminderung trat auch im ersteren Falle ein, da die Menge der abgegebenen Kohlensäure geringer war als die des aufgenommenen Sauerstoffs. Der Kohlensäuregehalt erreichte im allgemeinen Werte von 6—6,9 Proz.

Aus diesen Versuchen schloß der Verfasser, daß die Kohlensäure einfach der Diffusion entsprechend wandert, da bei geringem CO_2-Druck in der Lunge eine Abgabe, bei höherem eine Aufnahme von CO_2 erfolgt, daß dagegen der Sauerstoff sich in einer mit den Gesetzen der Diffusion nicht vereinbaren Weise verhält, da er auch bei geringem Druck noch in das Blut aufgenommen wird. Die Lunge würde daher dem Sauerstoff nur die Wanderung in einer bestimmten Richtung gestatten, mithin eine spezifische Tätigkeit bei seiner Aufnahme entfalten. Diese Schlußfolgerung gründet sich jedoch auf die unbewiesene Voraussetzung, daß der (nicht untersuchte) O_2-Druck des durch die Lunge fließenden venösen Blutes höher war als der in der Lungenluft angetroffene O_2-Druck. Tatsächlich konnte Krogh in seinen gleich zu besprechenden Versuchen nachweisen, daß der O_2-Druck des venösen Lungenblutes sehr niedrig ist, und es besteht kein Hindernis für die Annahme, daß er unter den gegebenen Bedingungen mitunter bis fast auf Null sinken konnte.

Eine Entscheidung über die beim Gasaustausch wirksamen Kräfte war mithin nur durch einen direkten Vergleich der Gasspannung in der Atmungsluft mit dem Gasdruck des Blutes in der Lungenvene zu bringen, wie ihn Krogh (45) mit Hilfe seiner (später noch zu erwähnenden) ingeniösen mikrotonometrischen Methode tatsächlich auszuführen vermochte. Und dieser Vergleich ergab, daß bei der künstlich durchlüfteten Lunge eine völlige Uebereinstimmung zwischen beiden Werten besteht. Bei Atmung atmosphärischer Luft ist die

CO_2-Spannung die gleiche wie in der Exspirationsluft, die O_2-Spannung etwas, aber nur wenig geringer (18—19,5 Proz.). Bei höherem CO_2-Druck der Atmungsluft erfolgt, wie schon SPALLITTA beobachtet hatte, eine Absorption von CO_2; bei einem CO_2-Druck von etwa 3 Proz. in der Lungenluft wird etwa ebensoviel CO_2 vom Blute absorbiert, wie bei einem CO_2-Druck von 1,5 Proz. ausgeschieden wird. Daraus folgt, daß die Diffusion der Kohlensäure nach beiden Richtungen mit gleicher Leichtigkeit vor sich geht, und daß der CO_2-Druck des Lungenblutes zwischen 2 und 3 Proz. liegen muß. — Die Wiederholung der Versuche von SPALLITTA ergab, daß auch der Sauerstoff entgegen der normalen Richtung zu wandern vermag: nach längerem Verweilen eines O_2-armen oder O_2-freien Gasgemisches in der Lunge wies dieses einen O_2-Gehalt von 1,6—2,6 Proz. auf, der offenbar dem in der Lunge herrschenden Druck des venösen (d. i. in der Lungenarterie enthaltenen) Blutes entspricht, wie er durch direkte Bestimmungen in der Tat festgestellt werden konnte (s. Blutgase); der CO_2-Druck unter diesen Bedingungen betrug ca. 3 Proz. Auch in einem Gaswechselversuche konnte die Abgabe von Sauerstoff bei Durchlüftung der einen Lunge mit sehr O_2-armem Gasgemisch festgestellt werden. Die Versuche ergaben mithin in jeder Hinsicht eine völlige Uebereinstimmung mit den Erfordernissen der Diffusionstheorie.

Zusammenfassend werden wir also sagen dürfen, daß nach den vorliegenden Untersuchungen keinerlei Gründe vorliegen, andere als rein physikalische Kräfte zur Erklärung des Gasaustausches bei den Amphibien und Reptilien heranzuziehen.

C. Bucco-Pharyngealatmung.

a) Amphibien.

Auf die Möglichkeit einer respiratorischen Bedeutung des Bucco-Pharyngealraumes der luftatmenden Amphibien und Reptilien ist schon von früheren Autoren gelegentlich hingewiesen worden, entweder auf Grund anatomischer Betrachtungen (HOLL, 38, u. a., s. auch weiter unten), oder um eine Erklärung für die oscillatorischen Kehlbewegungen zu finden (HEINEMANN, 35; GAGE, 29, s. unten). Auch das Luftschnappen der Amphibienlarven hat BOAS (13), wie schon erwähnt (vgl. p. 193), nicht mit der Lungenatmung, sondern mit einer Schlundrespiration in Zusammenhang gebracht.

Von physiologischer Seite hat zuerst MARCACCI (53) die Bedeutung der Mundhöhlenatmung beim Frosch mit großem Eifer verfochten und sie weit über jene der Hautatmung gestellt, hauptsächlich auf Grund der Beobachtung, daß Frösche mit ausgeschnittenen Lungen länger leben als solche, bei denen durch Tamponade der Mundhöhle mit der Lungenatmung gleichzeitig auch die Mundhöhlenatmung ausgeschaltet wurde, und daß die Kohlensäureausscheidung im letzteren Falle geringer war als nach einfacher Elimination der Lungenatmung. Daß diese Versuche höchst unzureichend waren, und das, was sie beweisen sollten, gar nicht bewiesen, wurde schon früher erörtert (vgl. p. 199). Wir müssen daher sagen, daß ein direkter Beweis für die Existenz einer Mundhöhlenatmung beim Frosch bisher überhaupt nicht vorliegt, und daß wir noch viel weniger in der Lage sind, über den

vermutlichen Anteil derselben an dem Gesamtgaswechsel irgendeine Angabe zu machen. — Gleichwohl ist das Vorhandensein einer Bucco-Pharyngealatmung auch bei den höheren Amphibien wahrscheinlich gemacht worden durch die Entdeckung, daß eine große Zahl urodeler Amphibien gar keine Lungen besitzen, trotzdem aber die oscillatorischen Kehlbewegungen zeigen, die bei den höheren Amphibien einen wichtigen Teil der Mechanik der Lungenatmung ausmachen (s. dort).

Die ersten lungenlosen Salamandriden wurden 1894 von Wilder (71) in Amerika entdeckt. Angeregt durch diese Mitteilung, untersuchte Camerano (15) die anatomischen Verhältnisse bei verwandten europäischen Arten, dem *Spelerpes fuscus* und der *Salamandrina perspicillata*, und konstatierte bei dem ersteren ein völliges Fehlen der Lunge, während diese bei der zweiten Art auf ein winziges, respiratorisch sicher vollkommen bedeutungsloses Rudiment reduziert ist. Die kurz zuvor erschienene Mitteilung von Marcacci brachte Camerano auf den Gedanken, daß die Bucco-Pharyngealatmung in erster Linie als Ersatz für die fehlende Lungenatmung in Betracht käme. Tatsächlich fand er, daß bei beiden Arten trotz des Fehlens einer Lungenfunktion sehr frequente und relativ umfangreiche Bewegungen des Mundbodens ausgeführt werden. Diese Bewegungen können beim ruhenden Tier 2—3 Minuten ununterbrochen fortdauern. Ihre Frequenz wechselt von Zeit zu Zeit; auf eine Sekunde reduziert ergab sich die Zahl der Atembewegungen bei *Spelerpes fuscus* (bei 17 ^{0}) zu 2,75—3,60, bei *Salamandrina perspicillata* sogar zu 3,25—5,14, was im letzteren Falle der außerordentlichen Frequenz von über 300 Kehlbewegungen in der Minute entsprechen würde!

Um nun die Bedeutung der Haut- und der Mundhöhlenatmung klarzulegen, stellte Camerano Versuche an, bei welchen er die letztere durch Kompression des Mundbodens und Verstopfung der Nasenlöcher mit Fett oder Vaselin ausschaltete. Es ergab sich, daß die Tiere beider Arten unter diesen Bedingungen in Luft bei 15—24 ^{0} nicht mehr als etwa 20 Stunden leben können, und daß die ersten Zeichen von Asphyxie schon nach 7—8 Stunden auftreten. Wurden die Tiere unter Wasser gehalten und daran verhindert, an die Oberfläche zu kommen, so lebten sie bei freien Bewegungen der Mundhöhle höchstens 47 Stunden, wenn die Temperatur nicht viel mehr als 15 ^{0} betrug, und bei Behinderung der Kehlbewegungen unter den gleichen Bedingungen nicht mehr als 29 Stunden. Bei freier Beweglichkeit des Mundbodens öffnen und schließen sie unter Wasser rhythmisch das Maul, so daß immer neues Wasser in die Mundhöhle kommt, wodurch die Verlängerung der Lebensdauer vermutlich bedingt wird. Weder in der Luft, noch unter Wasser vermag nach Camerano die Hautatmung die Atmung der Mundhöhle zu ersetzen.

In einer zweiten Arbeit hat Camerano (16) vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Ausbildung der Lungen bei den verschiedenen Salamanderarten angestellt. Auf Grund dieser Untersuchungen zog Camerano nicht bloß Schlüsse auf die Funktion der Lungen, die bei den niedersten Formen lediglich als hydrostatische Organe wie die Schwimmblase funktionieren sollen, während sich später auch die respiratorische Funktion in mehr oder minder großem Umfange hinzugesellen würde, sondern er stellte auch eine Einteilung der urodelen Amphibien nach ihrer Atmungsweise auf, indem er sie

je nach dem Ueberwiegen der Kiemen-, Lungen- oder Mundhöhlenatmung in verschiedene Gruppen sonderte. Von einer Wiedergabe dieser Ausführungen darf jedoch wohl abgesehen werden, da sie sich auf rein anatomische Beobachtungen stützen, denen jede experimentelle Grundlage fehlt.

In der Folge ist noch eine große Zahl von lungenlosen Salamandern bekannnt geworden (zusammenfassende Darstellung bei OPPEL, 57, p. 277 f.), so besonders durch LÖNNBERG (49) und WILDER (72), nach welchem letzteren die lungenlosen Salamander sogar die Mehrzahl der urodelen Amphibien ausmachen würden. BETHGE (11) beschrieb bei *Spelerpes fuscus* die reiche Vaskularisation der Mundhöhle und des Oesophagus, betrachtete aber im übrigen im Gegensatze zu CAMERANO auf Grund anatomischer Betrachtungen über die Blutversorgung beide Organe als gleichwertig. Nachdem zuerst BETHGE bei *Spelerpes* darauf aufmerksam gemacht hatte, daß auch der Oesophagus ein sehr reiches Kapillarnetz zeigt, fand BARROWS (6) bei einem anderen lungenlosen Salamander, der *Desmognathus fusca*, ein reiches nahe der Oberfläche im Epithel gelegenes Gefäßnetzwerk, aus dem die Autorin auf eine hervorragende Bedeutung des Oesophagus für die Atmung schloß [1]) (Fig. 64).

WILDER (65) ging noch weiter: ausgehend von der Tatsache, daß die lungenlosen Salamander wie die übrigen rhythmische Kehlbewegungen ausführen, auch ebenso wie diese einen Muskelapparat zum Oeffnen und Schließen der Nasenlöcher besitzen und über wohlentwickelte Atemmuskeln verfügen, die an den Wänden des Pharynx und des Oesophagus inserieren, und daß, wie BARROWS gezeigt hat, der ganze Oesophagus mit einem dichten Kapillargeflecht versehen ist, glaubt er, daß die ganze Pharyngo-Oesophagealregion eine Lunge darstellt, deren respiratorische Bedeutung hinter der paarigen Lunge der gewöhnlichen Salamander nicht zurücksteht. Danach würde bei *Desmognathus fusca* — und WILDER meint, daß auch bei den übrigen lungenlosen Salamandern analoge Verhältnisse vorliegen — die Atmung im vorderen Teil des Darmkanals in einer Pharyngo-Oesophageallunge erfolgen, deren Lumen durch besondere Muskeln erweitert und verengt würde, eine Bewegung, die, wie bei den normalen Salamandern, durch die respiratorischen Oscillationen des Mundhöhlenbodens eine Unterstützung erfahre.

Daß aber auch bei lungenlosen Formen der Hautatmung eine große, vermutlich sogar überwiegende Bedeutung zukommt, scheint aus einigen Versuchen hervorzugehen, die neuerdings von LAPIQUE und PETETIN (47) an *Euproctus montanus*, einer gleichfalls lungenlosen und mit reich vaskularisierter Bucco-Pharyngealhöhle versehenen Form, angestellt wurden. Zwei Individuen mit tamponierter Mundhöhle schienen nach 24 Stunden vollständig normal, während zwei andere Tiere, die so weit in mit Vaselin gefüllte Kästchen einge-

---

1) In späteren Untersuchungen suchte die Verfasserin (jetzt unter dem Namen SEELYE, 63) die respiratorische Bedeutung der Haut dieses Salamanders festzustellen und fand zu beiden Seiten des Halses besonders reich mit subkutanen Gefäßen versorgte Regionen. Einige Versuche über die Permeabilität ausgeschnittener Hautstückchen für Kohlensäure ergaben keinen nennenswerten Unterschied zwischen der Haut von *Desmognathus* und jener lungenhaltiger Arten. Einige ganz dilettantische Versuche, die relative Bedeutung der einzelnen Atmungsformen durch Einwirkung von Chloroform (!) festzustellen, seien übergangen.

schlossen waren, daß nur der Kopf hervorragte, dessen Kehlbewegungen anscheinend ungestört vor sich gingen, nach der gleichen Zeit tot waren. Zwei in der gleichen Weise behandelte Tritonen (lungenhaltige Tiere) waren nach 48 Stunden völlig wohlbehalten. Mithin hat, wenigstens bei *Euproctus*, die Bucco-Pharyngealatmung nur untergeordnete Bedeutung.

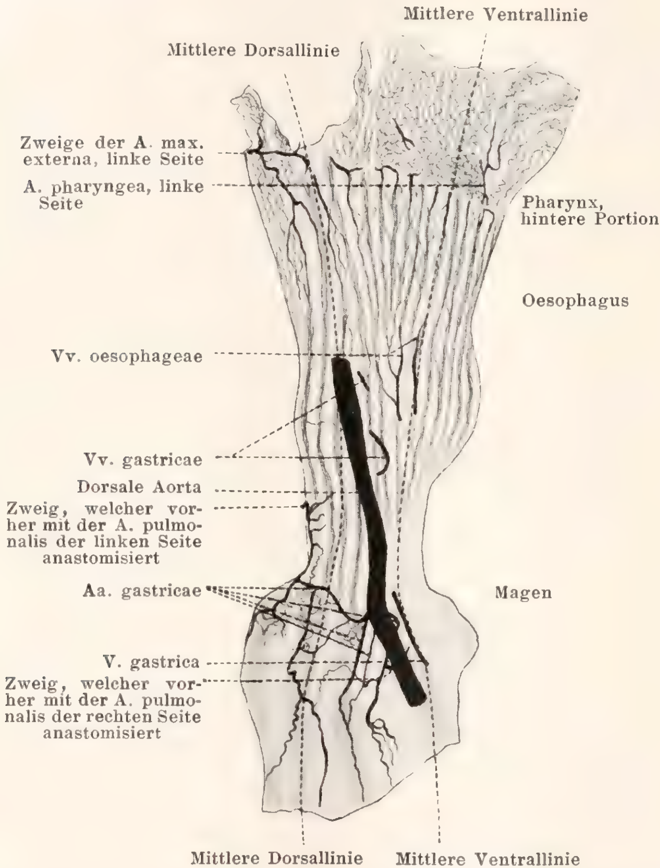


Fig. 64. Oesophagus von *Desmognathus fusca* in Verbindung mit Teilen des Schlundes und Magens, auf der linken Seite durch einen Längsschnitt geöffnet und ausgebreitet. Die Blutgefäße sind injiziert (nach Barrows, 6).

Auch bei Salamandern mit wohlausgebildeten Lungen, wie *Salamandra maculosa*, und bei Fröschen kann man beobachten, daß die Atmung oft lange Zeit hindurch ausschließlich in oscillatorischen Kehlbewegungen besteht, während die eigentliche Schluckatmung nur sehr sporadisch auftritt. Dies legt den Gedanken nahe, daß auch hier die Kehlbewegungen nicht lediglich Vorakte der Lungenatmung darstellen (vgl. Kapitel „Atmungsmechanik"), sondern auch im Dienste einer selbständigen respiratorischen Funktion der Mundhöhle stehen. In diesem Sinne sprechen auch manche anatomische Betrachtungen: Auch bei den lungenatmenden Salamandern und den Fröschen ist die

Mundhöhlenschleimhaut reich vaskularisiert. Die Kapillaren dieses Gefäßnetzes besitzen die Eigentümlichkeit, daß sie zahlreiche Divertikel (BEALE-LANGERsche Divertikel) entsenden, welche ihnen ein variköses Aussehen verleihen und sich zum Teil bis in die obersten Schichten des Epithels hinein erstrecken (Fig. 65). Ganz analoge Bildungen wurden von BETHGE (11) auch in der Mundhöhlen- und Oesophagusschleimhaut des lungenlosen *Spelerpes* beschrieben, bei welchem die Bucco-Pharyngealatmung wohl sicher eine größere Rolle spielt (Fig. 66).

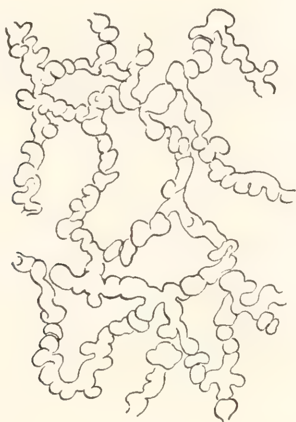


Fig. 65.



Fig. 66.

Fig. 65. Kapillarblutgefäße aus der Gaumenschleimhaut von *Rana esculenta*, mit Karminleim injiziert. Nach LANGER, aus OPPEL (56).

Fig. 66. Kapillarnetz des Oberkiefers von *Spelerpes fuscus*. Nach BETHGE, aus OPPEL (56).

MAURER (54) hat geglaubt, das Vorhandensein eines besonderen Gefäßnetzes im Mundhöhlenepithel der Amphibien nachweisen zu können, während JOSEPH (40) und BETHGE (11) diesen Befund als eine irrige Deutung der zahlreichen aus dem subepithelialen Plexus in das Epithel hineinragenden Kapillardivertikel erklären. Alle aber sind darin einig, diesen eigenartigen Gefäßbildungen eine respiratorische Bedeutung zuzusprechen. Wäre dies der Fall, dann müßte, wie GAUPP (30, p. 23) bemerkt, nicht bloß der gesamten Schleimhaut der Mundrachenhöhle, sondern auch jener der Nasen- und Paukenhöhle eine respiratorische Funktion zuerkannt werden. Gegen die respiratorische Bedeutung der Mundhöhlenschleimhaut des Frosches spricht nach OPPEL (56, p. 25) der Umstand, daß das Epithel keine Veränderung im Sinne eines respiratorischen Epithels erfahren zu haben scheint, sowie die von GAUPP (30, p. 21) hervorgehobene Tatsache, daß nur der hintere Teil der Mundhöhle von Zweigen der venöses Blut führenden Art. cutanea magna versorgt wird, während das Hauptgefäß die Carotis interna darstellt, die das mit am besten arterialisierte Blut des Körpers enthält.

Wenn MAURER (54) das Vorhandensein einer Flimmerung in der Mundhöhle der luftatmenden und das Fehlen einer solchen bei wasseratmenden Amphibien zugunsten der Annahme einer respiratorischen

Funktion der Mundhöhle bei den ersteren deutet, so ist eine solche Auffassung vollkommen irrig, da in Wirklichkeit gerade umgekehrt die Flimmerung nur bei Wassertieren irgendwelche Bedeutung für den Wechsel des respiratorischen Mediums besitzen kann, wie der bei den äußeren Kiemen der Amphibien und zahlreicher wirbelloser Tiere sich findende Flimmerbesatz lehrt und einfache Ueberlegungen sehr begreiflich erscheinen lassen.

Bezüglich der sonstigen anatomischen Untersuchungen über diese natürlich auch nur auf experimentellem Wege zu lösende Frage sei auf Oppel (56, p. 17f.) und auf Gaupp (30, p. 17f.) verwiesen.

Die Mundhöhlenatmung scheint nicht auf das Luftleben beschränkt zu sein. Abgesehen von der von Camerano beschriebenen Aufnahme und Abgabe von Wasser durch die Mundhöhle an der Luftatmung verhinderter lungenloser Salamander (vgl. p. 214), haben Babák und Kühnová (4) auch bei *Amblystoma*-Larven (Axolotln) das Vorhandensein von „Mundbodenatmungsbewegungen“ oder „Kehlatmungsbewegungen“ festgestellt, die der Mundhöhlenventilation der luftatmenden Amphibien völlig analog sind, nur daß nicht Luft, sondern Wasser durch die Mundöffnung aspiriert und durch eine Art peristaltischer Bewegung des Mundbodens nach hinten befördert wird. Sie erscheinen häufig, bei älteren Larven sogar regelmäßig mit den peitschenden Bewegungen der äußeren Kiemen koordiniert. Auch bei wasseratmenden Reptilien scheint, wie gleich erwähnt werden soll, Mundhöhlenatmung vorzukommen.

b) Reptilien.

Ueber das Bestehen und den etwaigen Umfang der Mundhöhlenatmung bei Reptilien ist nur wenig bekannt. Zugunsten der Annahme einer solchen spricht vor allem der Umstand, daß anscheinend bei allen Reptilien mit Ausnahme der Schlangen oscillatorische Kehlbewegungen ähnlich jenen der Amphibien beobachtet werden. Wenn nun auch nach den Untersuchungen von Siefert (64) sowohl bei den Sauriern wie bei den Schildkröten nicht selten auch eine Schluckatmung zu beobachten ist, welche die thorakale Saugatmung begleitet, so ist doch nicht einzusehen, welchen Zweck hier die in den Zwischenpausen auftretenden oscillatorischen Kehlbewegungen für die Mechanik der Lungenatmung besitzen könnten, um so mehr als P. Bert (9, p. 303) angibt, bei den Krokodilen gewöhnlich einen völligen Abschluß der Mundhöhle gegen die mit der Lunge kommunizierende Nasenhöhle gefunden zu haben. Die Deutung, daß diese Kehlbewegungen im Dienste der Mundhöhlenatmung stehen (eine Möglichkeit, auf die, wie erwähnt, schon Heinemann, 35, hingewiesen hat), erscheint vorläufig jedenfalls als die glaubwürdigste.

Bei gewissen amerikanischen Schildkrötenarten soll nach S. H. und S. Ph. Gage (29) eine Bucco-Pharyngealatmung im Wasser stattfinden. Sie beobachteten, daß *Amyda mutica* und *Aspidonectes spinifer* den größten Teil ihres Lebens im Wasser verbringen und 2 bis 10 Stunden ununterbrochen unter Wasser verweilen können; hierbei füllen sie durch Bewegungen ihres Hyoidapparates Mundhöhle und Pharynx etwa 16mal in der Minute mit Wasser. Die Schleimhaut des Pharynx ist dicht mit Zottenanhängen besetzt, welche an die Dünndarmzotten der Säugetiere oder an die Kiemenfäden mancher Molche gemahnen und reich mit Blut versorgt sind. Direkte Ver-

suche ergaben, daß unter Wasser ein deutlicher Gaswechsel vor sich geht. Daß dieser höchstens zu geringem Teile durch die Haut erfolgte, schlossen die Autoren vor allem daraus, daß nach völliger Bedeckung der Haut mit Vaselin der Gaswechsel unter Wasser nur eine geringe Verminderung zeigte.

Bei einer amerikanischen Wasserschlange (*Hydrus*) hat West (68) eine große Zahl auffallend umfangreicher gewundener Bluträume beschrieben, die in der Umgebung der Giftzähne sich nach beiden Seiten hin über den Kiefer erstrecken. Nach seiner Ansicht würde es sich um akzessorische Respirationsorgane für Wasseratmung handeln, analog der von Gage beschriebenen Pharyngealatmung bei Schildkröten. Eine experimentelle Grundlage für diese Behauptung liegt nicht vor.

Anhang.

Anteil der Luft- und Wasseratmung am Gaswechsel. — Gage (28) hat einige Versuche an Amphibien und Reptilien mitgeteilt, in welchen bei gleichzeitiger Luft- und Wasseratmung der Anteil einer jeden der beiden Atmungsformen an dem Gesamtgaswechsel bestimmt wurde. Die Tiere befanden sich in einem zum Teil mit Wasser gefüllten abgeschlossenen Gefäß. Nach 1—2 Stunden wurde sowohl aus der Luft wie aus dem von der Luft durch eine Oelschicht getrennten Wasser (dessen Gasgehalt vorher bestimmt worden war) eine Probe untersucht. Die Resultate gibt die folgende Tabelle:

Tierart	ccm O_2 entnommen aus		ccm CO_2 abgegeben an	
	Luft	Wasser	Luft	Wasser
Kaulquappen (Art?)	70	5	24	51
Amyda mutica (Schildkrötenart)	31	8	10	29[1]
Rana catesbyana (Ochsenfrosch)	183	4	110	77

Wenn die Versuche auch schwerlich sehr exakt sein dürften (die auffällig genaue Uebereinstimmung der Werte auf den — an sich ja abnormen — respiratorischen Quotienten 1 spricht jedenfalls für eine sehr starke „Abrundung" der Zahlen), so illustrieren sie doch das von dem Verfasser hervorgehobene Gesetz, daß bei gemischter Luft- und Wasseratmung die erstere hauptsächlich der O_2-Zufuhr, die zweite der CO_2-Abgabe dient, eine Tatsache, die wir bereits an der Hand zahlreicher Beispiele an Wirbellosen (vgl. p. 104), an Fischen (vgl. p. 157) und auch an Pflanzen (vgl. p. 36) kennen gelernt haben, und auf die wir im Zusammenhang noch zurückkommen werden.

D. Blutgase.

Ueber die Blutgase der Amphibien und Reptilien liegen nur wenige Angaben vor.

Jolyet (39) fand im arteriellen Blute der Schildkröte in zwei Versuchen 10 bzw. 13 Vol.-Proz O_2 und 40 bzw. 54 Vol.-Proz. CO_2. Als Maximalvolumen des Sauerstoffs, welches das Blut aufzunehmen vermag, fand er in einem dritten Versuche 15,2 Proz. Bei der

1) Berechnet auf Grund der Annahme, daß der respiratorische Quotient wie in den übrigen Fällen gleich 1 ist.

Ringelnatter in zwei Versuchen: 10,6 bzw. 10 Proz. O_2 und 29,7 bzw. 26 Proz. CO_2; als maximales O_2-Volumen: 12,5 Proz. Beim Frosch: 12,5 Proz. O_2 und 40 Proz. CO_2; als maximales O_2-Bindungsvermögen in einem anderen Versuche: 11,6 Proz.

Spalitta (67) fand in 4 Versuchen an *Thalassochelys caretta* im arteriellen Blute: 49,01—53,67 Proz. CO_2, 4,67—6,00 Proz. O_2, 2,00—2,67 Proz. N_2. (Die hohen N-Werte weisen wohl auf ein Eindringen von Luft in die Pumpe. W.) In einem dieser Versuche wurde außer dem Gasgehalt des arteriellen, auch jener des der Jugularis externa entnommenen venösen Blutes untersucht. Die Resultate seien in der folgenden Tabelle wiedergegeben:

	Arterienblut	Venenblut
CO_2	49,01	52,50
O_2	4,74	3,10
N_2	2,33	2,54

Der geringe O_2-Gehalt dürfte in Zusammenhang stehen mit der relativ geringen Zahl der Blutkörperchen (in zwei Versuchen: 1 800 000 und 1 344 000) und dem niedrigen Hämoglobingehalt (74 bzw. 56 Proz. Hämatin nach Sahli).

Ueber die Spannung der Blutgase hat Krogh (45) bei seinen früher erörterten Versuchen an *Testudo graeca* auf direktem Wege (mit dem Mikrotonometer) und indirekt (durch Analyse der Atmungsluft) Bestimmungen ausgeführt, die gut miteinander übereinstimmen. Die direkten Messungen ergaben für das venöse Blut der linken Lungenarterie einen mittleren O_2-Druck von 12 mm Hg oder 1,5 Proz. Atm. (0,9—1,8) und einen mittleren CO_2-Druck von 20 mm Hg oder 2,55 Proz. Atm. (2,05—3,0) und einen mittleren N_2-Druck von 81 Proz. Im arteriellen Blute der linken Lungenvene betrug der Gasdruck bei Atmung atmosphärischer Luft für den Sauerstoff 18—19,5 Proz. und für die Kohlensäure 1—2 Proz. Bei *Thalassochelys* scheint nach den Versuchen von Spallitta (vgl. p. 212) im venösen Blute in der abgesperrten Lunge der O_2-Druck sehr gering gewesen zu sein und der CO_2-Druck ca. 6—7 Proz. Atm. betragen zu haben.

Mit ihrer später zu erörternden Kohlenoxydmethode haben Haldane und Smith (31) in einem Versuche den O_2-Druck des arteriellen Blutes beim Frosch zu 140 mm Hg (= 18,4 Proz.) berechnet.

Literatur.

Amphibien und Reptilien.

1. ***Albini, G.,*** *Sulla respirazione nelle rane. Rend. Acad. Sc. fis. e matem. di Napoli, 1866, p. 209.*
2. ***Babák, E.,*** *Ueber die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren und seine automatische Tätigkeit. Pflügers Arch., Bd. 127 (1909), p. 481.*
3. *— (und* ***Dědek, B.****), Ueber die funktionelle Anpassung der äußeren Kiemen beim Sauerstoffmangel. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 97.*
4. *— und* ***Kühnová, M.,*** *Ueber den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegungen bei den Urodelen. Pflügers Arch., Bd. 130 (1909), p. 444.*
5. ***Barcroft, J.,*** *and* ***King, W. O. R.,*** *The effect of temperature on the dissociation curve of blood. Journ. of Physiol., Vol. 39 (1909) p. 375.*
6. ***Barrows, A. J.,*** *Respiration of Desmognathus. Anat. Anz., Bd. 18 (1900), p. 461 (s. auch Seelye, 63).*

7. **Berg, W.**, *Untersuchungen über die Hautatmung des Frosches. Inaug.-Diss. Dorpat 1868. (Daselbst Zusammenstellung der älteren Literatur.)*
8. **Bert, B.**, *Ablation chez un Axolotl des branchies et des poumons. Compt. rend. Soc. Biol., (4) T. 5 (1868), p. 20.*
9. — *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*
10. **Berti, A.**, e **Marzemin, M.**, *Sulla meccanica respiratoria e sulla eliminazione di CO_2 nelle rane vagotomizzate sotto l' origine del laringeo superiore. Arch. di Fisiologia, Vol. 8 (1910), p. 389.*
11. **Bethge, E.**, *Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63 (1898), p. 680.*
12. **Blainville**, *Lettre de M. Ch. de Schreiber à M. Duméril sur le Protée, et observations de M. Blainville à ce sujet. Isis, Jahrg. 1820, p. 567.*
13. **Boas, J. E. V.**, *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 7 (1882), p. 488.*
14. **Bohr, Chr.**, *Ueber die Haut- und Lungenatmung der Frösche. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 10 (1900), p. 74.*
15. **Camerano, L.**, *Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Atti R. Accad. d. Scienze d. Torino, Vol. 29 (1894), p. 705. Résumé in Arch. ital. Biol., T. 21 (1894), p. 387.*
16. — *Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione negli Anfibi urodeli. Ebenda, Vol. 31 (1896), p. 512. Résumé in Arch. ital. Biol., T. 25 (1896), p. 219.*
17. **Clemens, P.**, *Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, 1. Abt., Heft 14 (Bd. 5, Heft 1, 1894), p. 51.*
18. **Configliachi, P.**, e **Rusconi, M.**, *Del Proteo Anguino di Laurenti Monografia, Pavia 1819; Referat in Isis, Jahrg. 1820, p. 570.*
19. **Couvreur, E.**, *Sur la respiration pulmonaire et cutanée chez la grenouille. Ann. Soc. Linnéenne Lyon, T. 42 (1895), p. 191.*
20. — *Essai de transformation de la respiration aérienne en respiration aquatique. Ebenda, T. 45 (1898), p. 71.*
21. — *Contributions à l'étude de la respiration aérienne (pulmonaire et cutanée) chez les batraciens anoures à l'age adulte etc. Journ. Physiol. et Pathol. génér., T. 11 (1909), p. 590.*
22. **Dissard, A.**, *Influence du milieu sur la respiration chez la grenouille. Compt. rend. Acad., T. 116 (1893), p. 1153.*
23. **Donders**, *Physiologie des Menschen, 2. Aufl., Bd. 1, p. 354, Leipzig 1859.*
24. **Duméril, A.**, *Expériences faites à la menagerie des Reptiles du Muséum d'Histoire naturelle etc. Compt. rend. Acad., T. 65 (1867), p. 242.*
25. **Edwards, W. F.**, *De l'influence des agents physiques sur la vie, Paris 1824.*
26. **Fano, G.**, *Sur le chimisme respiratoire dans les animaux et dans les plantes. Arch. ital. Biol., T. 21 (1894), p. 272.*
27. **Fubini, S.**, *Ueber den Einfluß des Lichtes auf die Kohlensäureausscheidung bei den Batrachiern nach Wegnahme der Lungen. Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 12 (1881), p. 100.*
28. **Gage, S. H.**, *The comparative physiology of respiration. Nature, Vol. 46 (1892), p. 598.*
29. — *and* **Gage, S. Ph.**, *Aquatic respiration in soft-shelled turtles. Amer. Naturalist, Vol. 20 (1886), p. 233.*
30. **Gaupp, E.**, *Eckers und Wiedersheims Anatomie des Frosches, 3. Abt., 2. Aufl., Braunschweig 1904.*
31. **Haldane, J.**, *and* **Smith, J. L.**, *The absorption of oxygen by the lungs. Journ. of Physiol., Vol. 22 (1897/98), p. 231.*
32. **Haller, A.**, *De partium corporis humani praecipuarum fabrica et functionibus. Liber 8, Sectio 4: Respiratio § 19 Nota (1758).*
33. **Harley, G.**, *On the organs of cutaneous respiration; principally on those of the Rana temporaria. Transact. Microsc. Soc. London, Vol. 5 (1857), p. 148.*
34. **Heinemann, C.**, *Ueber den Respirationsmechanismus der Rana esculenta und die Störungen desselben nach Durchschneidung der Nervi vagi. Virchows Arch., Bd. 22 (1861), p. 1.*
35. — *Ueber nicht der Lungenrespiration dienende „sogenannte oscillatorische" Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Pflügers Arch., Bd. 34 (1884), p. 275.*
36. **Hermann, L.**, *Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Froschlarven im galvanischen Strom. Pflügers Arch., Bd. 39 (1886), p. 414.*

37. **Hoffmann, Th.**, *Die Lungenlymphgefäße der Rana temporaria. Inaug.-Diss. Dorpat 1875.*

38. **Holl, M.**, *Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Sitz.-ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 95, 3. Abt. (1887), p. 47.*

39. **Jolyet**, *Contributions à l'étude de la physiologie comparée du sang des vertébrés ovipares. Gazette médic. de Paris, Ann. 45 (4), T. 3 (1874), p. 381.*

40. **Joseph, H.**, *Einige Bemerkungen zu F. Maurers Abhandlung: „Blutgefäße im Epithel". Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 52 (1898), p. 167.*

41. **Klug, F.**, *Ueber die Hautatmung des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1884, p. 183.*

42. **Krogh, A.**, *On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 15 (1904), p. 328.*

43. — *Some experiments on the cutaneous respiration of vertebrate animals. Ebenda, Bd. 16 (1904), p. 348.*

44. — *Ueber vasomotorische Nerven zu den Lungen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 20 (1907), p. 802.*

45. — *On the mechanism of the gas-exchange in the lungs of the tortoise. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 23 (1910), p. 179.*

46. — *On the mechanism of the gas-exchange in the lungs. Ebenda, p. 248.*

47. **Lapique, L.**, et **Petetin, J.**, *Sur la respiration d'un Batracien urodèle sans poumon. Compt. rend. Soc. Biol., T. 68 (1910), p. 84.*

48. **Leydig, F.**, *Zelle und Gewebe, Bonn 1885, p. 119.*

49. **Lönnberg, E.**, *Notes on tailed Batrachians without lungs. Zool. Anz., Bd. 19 (1896), p. 33. — Salamanders with and without lungs. Ebenda, Bd. 22 (1899), p. 545.*

50. **Loewy, A.**, und **Zuntz, N.**, *Ueber den Mechanismus der Sauerstoffversorgung des Körpers. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1904, p. 166.*

51. **Maar, V.**, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Nervus vagus und des Nervus sympathicus auf den Gaswechsel der Lungen. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 13 (1902), p. 269.*

52. — *Ueber den Einfluß der die Lungen passierenden Menge Blutes auf den respiratorischen Stoffwechsel derselben. Ebenda, Bd. 15 (1904), p. 1.*

53. **Marcacci, A.**, *L'asfissia negli animali a sangue freddo. Atti Soc. Toscana d. Sc. nat. in Pisa, Mem. 13 (1894), p. 322; Résumé in Arch. ital. Biol., T. 21 (1894), p. 1.*

54. **Maurer, F.**, *Blutgefäße im Epithel. Morph. Jahrb., Bd. 25 (1898), p. 190.*

55. **Oppel, A.**, *Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 34 (1889), p. 511 (556).*

56. — *Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber. Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat., Bd. 3, Jena 1900.*

57. — *Atmungsapparat. Ebenda, Bd. 6, Jena 1905.*

58. **Panizza**, *Observations zootomico-physiologiques sur la respiration chez les grenouilles etc. Ann. d. Sc. nat. (3) Zool., T. 3 (1845), p. 230.*

59. **Regnault, V.**, et **Reiset, J.**, *Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. Ann. Chim. Phys., (3) T. 26 (1849), p. 473.*

60. **Reid, E. W.**, and **Hambly, F. J.**, *On transpiration of carbon dioxide through the skin of the frog. Journ. of Physiol., Vol. 18 (1895), p. 411.*

61. **Rusconi, M.**, *Neue Beobachtungen über den Proteus anguinus. Isis, 1844, p. 502.*

62. **Schwalbe, G.**, *Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa. Ztschr. f. Biol., Bd. 34 (1897), p. 340.*

63. **Seelye, A. Barrows**, *Circulatory and respiratory systems of Desmognathus fusca. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 32 (1904/6), p. 335 (s. auch Barrows, 6).*

64. **Siefert, E.**, *Ueber die Atmung der Reptilien und Vögel. Pflügers Arch., Bd. 64 (1896), p. 321 (407).*

65. **Soprana, F.**, *Azione del vago sulla respirazione interna. Atti R. Ist. Veneto, Vol. 63 (1903/4), p. 189. — Del ritmo respiratorio nelle rane vagotomizzate. Ebenda, p. 1026. — Ulteriori ricerche intorno all'azione del vago sulla respirazione interna. Ebenda, Vol. 64 (1904/05), p. 525.*

66. **Spallanzani, L.** *(Senebier), Rapports de l'air avec les êtres organisés, Genève 1807, T. 1.*

67. **Spallitta, F.**, *Sul meccanismo dello scambio gassoso polmonare. Arch. di Farmacol. e Terapeutica, Vol. 12 (1906), Fasc. 5.*

68. **West, G. S.**, *On the buccal glands and teeth of certain poisonous snakes. Proc. Zool. Soc. London, 1895, p. 812.*

69. **Wiedersheim, R.**, *Zur Biologie von Protopterus. Anat. Anz., Bd. 2 (1887), p. 707.*
70. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 36 (1890), p. 469.*
71. **Wilder, H. H.**, *Lungenlose Salamandriden. Anat. Anz., Bd. 9 (1894), p. 216.*
72. — *Lungless Salamanders (Second paper). Anat. Anz., Bd. 12 (1896), p. 182.*
73. — *The pharyngo-oesophageal lung of Desmognathus. Amer. Naturalist, Vol. 35 (1901), p. 183.*
74. **Zuntz, N.**, *Ueber die Kräfte, welche den respiratorischen Gasaustausch in den Lungen und in den Geweben des Körpers vermitteln. Pflügers Arch., Bd. 42 (1888), p. 408.*

XI. Vögel.

Eine Reihe von Erwägungen führen zu der Schlußfolgerung, daß der Atmungsapparat der Vögel der vollkommenste in der ganzen Tierreihe sein muß. Die Vögel besitzen einen sehr intensiven Gaswechsel und die höchste Körpertemperatur. Besonders die kleinen Vertreter dieser Tierklasse zeigen eine Größe des Gaswechsels, die, auf die Gewichtseinheit bezogen, jene aller übrigen Tiere weit hinter sich zurückläßt (vgl. Zuntz, 39; Pembrey, 28). Dazu kommt, daß die Vögel die ruhelosesten aller Tiere sind, die sich tagsüber fast unaufhörlich in Bewegung befinden und, wie die ungewöhnliche Ausdauer lehrt, die viele von ihnen zur Zeit der Wanderung oder beim Insektenfang im Fliegen bekunden, eine sehr gewaltige Arbeitsleistung vollbringen können. Die Versorgung des Körpers mit dem erforderlichen Sauerstoff aber erfolgt anscheinend sehr leicht. P. Bert (4, p. 390) hat eine große Zahl vergleichender Untersuchungen über die Atmungsfrequenz verschiedener Tiere angestellt und gefunden, daß die Vögel im allgemeinen eine geringere Atemfrequenz haben als die Säugetiere, große Vögel eine außerordentlich niedrige, so z. B. der Pelikan 4, der Kondor 6 Atmungen in der Minute; beide sind bekanntlich ausgezeichnete Flieger.

In Höhen, in denen sonst alles Leben erloschen ist, in die der Mensch nur mit äußersten Beschwerden oder besonderen Hilfsmitteln der Atmung vorzudringen vermag, halten viele Vögel sich mühelos auf. Humboldt sah den Kondor in einer Höhe von 6655 m, die Gebrüder Schlagintweit Adler und Geier in einer Höhe von 7000 m fliegen; bei 6000 m waren sie 6 Tage lang von Krähen umgeben (zit. nach Mosso, 24, p. 21 f.). Auch Mosso (l. c.) hat ähnliche Beobachtungen angestellt. In der Königin-Margerita-Hütte auf der Spitze des Monte Rosa (4560 m) war er oftmals von Dohlen umgeben. Er konnte sie einmal aus nächster Nähe beobachten; obwohl sie mit großer Geschwindigkeit herangekommen waren, und sich noch etwa 2000 m erhoben hatten, atmeten sie vollkommen ruhig. — Den Gedanken Mossos, daß die Arbeitsleistung in diesen Höhen nicht auf Kosten von Sauerstoff erfolge, wird man kaum annehmbar finden. Er wird widerlegt durch die Tatsache des intensiven Gaswechsels der Vögel, wie vor allem durch den Umstand, daß die Vögel der Asphyxie nur kurze Zeit zu widerstehen vermögen. P. Bert (4, p. 533) hat an Säugetieren und Vögeln sehr zahlreiche Versuche über die Dauer der Erstickung beim Untertauchen unter Wasser angestellt. Der Intensität

des Gaswechsels entsprechend waren die kleinen Vögel diejenigen, die am raschesten, schon in Bruchteilen einer Sekunde, erstickten, und auch die größeren zeigten keine stärkere Widerstandsfähigkeit als Säugetiere. Nur die Tauchvögel machten eine Ausnahme; auf ihr besonderes Verhalten soll später noch eingegangen werden. Nicht in der Fähigkeit also, mit geringen Sauerstoffmengen auszukommen, sondern in der Fähigkeit, auch unter ungünstigen Bedingungen dem Körper mit Leichtigkeit die erforderlichen Sauerstoffmengen zuführen zu können, muß die Ursache für die oben erwähnten Erscheinungen gesucht werden.

Fragen wir nun nach den besonderen Einrichtungen des Atmungsapparates, welche ihm diese Ueberlegenheit über die der anderen Tiere sichern, so müssen wir gestehen, daß eine völlig befriedigende Antwort hierauf bisher nicht gegeben werden kann. Es sind offenbar zwei Möglichkeiten vorhanden: es können mechanische Einrichtungen bestehen, welche die Erneuerung der Atemluft in besonders günstiger Weise bewirken, oder es können die physikalisch-chemischen Bedingungen für den Gasaustausch zwischen der Atemluft und dem Blut besonders vorteilhafte sein; nur mit diesen letzteren haben wir uns hier zu befassen.

1. Die Lungen.

In auffälligem Gegensatz zu den großen Anforderungen, die an den Atmungsapparat der Vögel gestellt werden, steht die Kleinheit der Lungen. War man bis in die neueste Zeit hinein geneigt, den Lungen wegen ihrer Kleinheit und ihrer festen Verwachsung mit den Rippen jede Bedeutung für die Atmungsmechanik abzusprechen, so haben ältere Autoren wieder wegen der Kleinheit der Lungen auch ihre Bedeutung für die „Hämatose“ unterschätzt. Harvey (13), der Entdecker der Verbindung der Lungen mit den Luftsäcken, bezeichnete die Lungen als Zugänge zu dem eigentlichen Atmungsapparat („transitus ad respirationem“), als welchen er die Luftsäcke betrachtete, und noch 1869 hat Magnus (20) eine ganz ähnliche Anschauung geäußert und die respiratorische Funktion der Lungen als nebensächlich bezeichnet. Heute allerdings sind wohl alle Autoren darin einig, daß auch bei den Vögeln die Lungen den Gaswechsel zu weitaus überwiegendem Teile zu besorgen haben.

Die Kleinheit der Lunge findet ihren Ausgleich in einer Reihe von Besonderheiten, deren Klarlegung zum Teil erst den neuesten Untersuchungen gelungen ist. Zwar haben schon die älteren Autoren (vgl. Baer, 1; Oppel, 25, p. 323f.) die ungeheure Reichhaltigkeit des mit den Lufträumen in engste Beziehung tretenden Blutkapillarnetzes und die allseitige Kommunikation des respiratorischen Parenchyms der verschiedenen Bronchien hervorgehoben; aber während man früher annahm, daß die Wand der von den großen Bronchien abgehenden Luftkanälchen („Lungenpfeifen“) sich in ein wabiges Parenchym kleiner, miteinander kommunizierender Alveolensäckchen auflöst, hat G. Fischer (10) neuerdings an der Hand vortrefflicher Injektionspräparate die überraschende Tatsache aufgedeckt, daß überhaupt keine den Alveolen der Säugetiere vergleichbaren Gebilde in der Vogellunge existieren, sondern die sich spitzwinklig verzweigenden Bronchioli sich in ein Luftkapillarnetz mit zahlreichen gleich weiten Kanälen auflösen, die sich auf das innigste mit den nur durch

zarte Epithelwände von ihnen geschiedenen Blutkapillaren durchflechten (Fig. 67). Der Grad der Verästelung der Bronchien steht nach FISCHERS vergleichenden Untersuchungen in deutlicher Beziehung zu dem Flugvermögen, indem die guten Flieger eine äußerst reiche Verzweigung in feinkalibrige Kanäle aufweisen.

In diesem einzigartigen Bau des Respirationsorgans in Verbindung mit der für eine ausgezeichnete Durchlüftung desselben sorgenden Atmungsmechanik (vgl. das betreffende Kapitel) werden wir vermutlich das wesentliche Moment für die Ueberlegenheit des Atmungsapparates der Vögel suchen dürfen, von dessen vortrefflichem Funktionieren man sich nach GROBER (11) an der Schnelligkeit überzeugen kann, mit der die nach Durchschneidung der Vagi (infolge der dadurch bedingten Dyspnoë) bläulich-rot gefärbte Schleimhaut in der Umgebung der Glottis und der Zunge eine hellrote Farbe annimmt, sobald man mit dem Durchblasen oder Durchsaugen von Luft durch die Lungen beginnt.

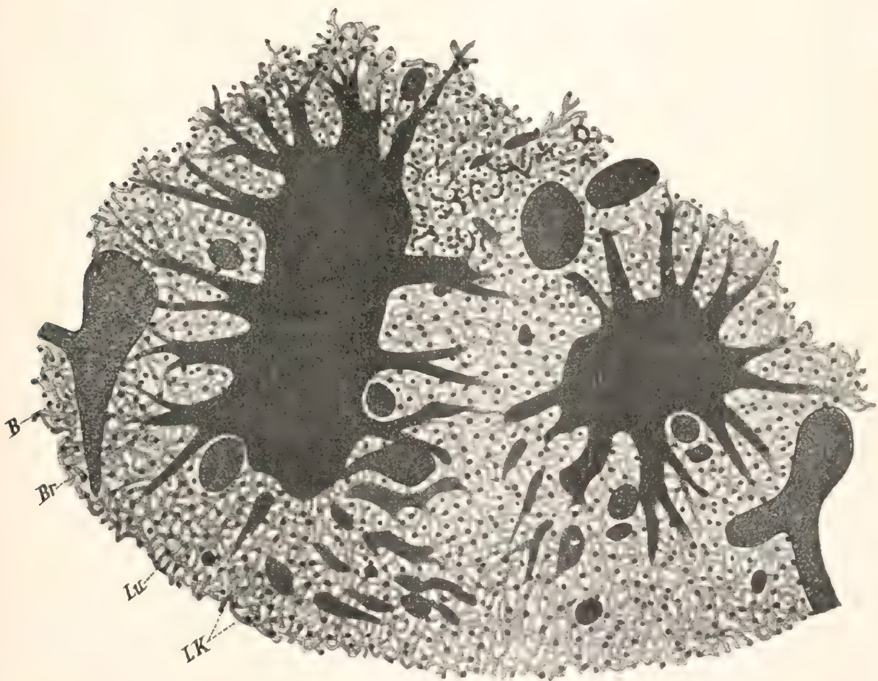


Fig. 67. Zwei Lungenpfeifen von *Habropyga castanotis*, Gelatineinjektion, 115-fach vergr., red. auf $^3/_4$, nach G. FISCHER. Die Lungenpfeifen (*Lu*) zeigen die typische Verästelung in Bronchioli (*Br*) und Luftkapillaren (*LK*), welche bei dem guten Flieger allseitig netzartig miteinander verbunden sind. Charakteristisch ist der Reichtum relativ großer Blutgefäße (*B*) auf der kleinen Fläche, ein Befund, der sich auch bei anderen kleinen Vogelarten konstatieren ließ.

COUVREUR (6a) hat den Einfluß der Vagusdurchschneidung auf den Lungengaswechsel untersucht. Die hierbei beobachtete Herabsetzung desselben, besonders der CO_2-Abgabe ist jedoch einfach durch die Verschlechterung der Atmungsmechanik (s. d.) bedingt und hat uns daher hier nicht weiter zu beschäftigen.

2. Die Luftsäcke.

Wurde die Bedeutung der Lungen für die Atmung wegen ihrer Kleinheit unterschätzt, so ist es nur begreiflich, wenn man den großen mit ihnen kommunizierenden Lufträumen eine übermäßige respiratorische Bedeutung zuerkannte. Auch wenn man absieht von den früher erwähnten extremen Ansichten, welche in den Luftsäcken das ausschließliche Respirationsorgan sehen wollten, findet man, daß viele von den älteren Autoren ihnen nicht bloß in mechanischer, sondern auch in physikalisch-chemischer Hinsicht einen wichtigen Anteil an dem Gaswechsel zusprachen. Cuvier (7) bezeichnete die Vögel geradezu als Wirbeltiere mit doppelter Atmung; durch die Luftsäcke würde die Luft zu allen Teilen des Körpers geführt, und so eine zweite Atmung bewirkt, welche die Lungenatmung in hohem Maße unterstütze. Owen (26) vertrat die gleiche Ansicht. Meckel (22) verglich das Respirationssystem der Vögel geradezu mit dem Tracheensystem der Insekten. Milne-Edwards (23) hielt zwar Cuviers Ansicht von der respiratorischen Funktion der Luftsäcke für übertrieben, die Bezeichnung „doppelte Atmung“ aber prinzipiell für berechtigt. Jaquemin (17), der eine „oxydation pulmonaire“ und eine „oxydation trachéenne“ unterschied, Pagenstecher (27), Magnus (20) u. a. äußerten sich in ähnlichem Sinne.

Die gegenwärtig von der Mehrzahl der Forscher vertretene gegenteilige Ansicht, welche den Luftsäcken jede Bedeutung für die Arterialisierung des Blutes abspricht, wird vor allem durch den Hinweis auf die sehr geringe Vaskularisation der Luftsäcke gestützt, ein Argument, das übrigens schon Hunter (16) in gleichem Sinne verwertet hat. Die spärlichen Blutgefäße gehören überdies dem Körperkreislauf an, und auch Kapillaren sind nur sehr wenig vorhanden. Aber wenn diese Tatsache auch ausschließt, daß die Luftsäcke als Respirationsorgane im Sinne der Lungen fungieren, indem ihre Wandungen selbst der Sitz eines lebhafteren Gaswechsels sind, so würde doch damit noch nicht die Ansicht der älteren Autoren widerlegt, nach welcher durch die Wandung der Luftsäcke hindurch ein Gaswechsel vor sich geht. Die Gefäßarmut der Luftsäcke ist auch den älteren Autoren wohlbekannt gewesen. Diese aber nahmen an, daß ein direkter Gaswechsel zwischen der Luft und den einzelnen an die Luftsäcke grenzenden Organen durch die Wand der Luftsäcke hindurch erfolge, ähnlich wie beim Tracheensystem der Insekten. Auch ein Gasaustausch zwischen der Luft der Luftsäcke und den an der Oberfläche der angrenzenden Organe verlaufenden Blutgefäßen wäre denkbar, eine Möglichkeit, auf die schon Owen (26) und in neuerer Zeit Soum (35) hingewiesen hat. Bei der Zartheit der Luftsackwandung schiene keine dieser Ansichten ohne weiteres von der Hand zu weisen.

Um über die respiratorische Bedeutung der Luftsäcke Aufschluß zu erhalten, untersuchte Soum (36) zunächst die Permeabilität der Luftsackmembran für Kohlensäure und fand diese, wie zu erwarten war, sehr leicht durchgängig. Hierauf stellte er direkte Versuche am lebenden Tier an. Er eröffnete bei einer Ente die vier diaphragmatischen Luftsäcke, verstopfte die Kommunikation des einen abdominalen Luftsackes mit der Lunge durch Einschieben eines mit Glyzerin getränkten Wattebausches und leitete dann durch eine doppelläufige Kanüle einen kontinuierlichen Luftstrom durch den so abgeschlossenen Luftsack.

Es war eine geringe, wegen der Undichtigkeit der Versuchsanordnung ihrem absoluten Werte nach nicht meßbare O_2-Absorption zu beobachten. In weiteren Versuchen wurde in analoger Weise Kohlenoxyd durch den Luftsack geleitet, wobei zur Vermeidung eines Eindringens desselben in die Lunge gleichzeitig ein Luftstrom von der Trachea aus durch die Lungen geblasen wurde; trotz viertelstündigen Durchleitens von insgesamt $1^1/_2$ l Kohlenoxyd war keinerlei Vergiftung nachweisbar, woraus hervorgeht, daß das Absorptionsvermögen durch die Luftsäcke nur ein sehr geringes sein kann. Mit der gleichen Versuchsanordnung war schließlich eine sehr geringe, quantitativ nicht meßbare CO_2-Abgabe nachweisbar; es war ein Durchleiten von 20 l Luft erforderlich, um eine Trübung von Barytwasser herbeizuführen. Alle diese Versuche lehren also übereinstimmend, daß die Luftsäcke beim Gasaustausch nur eine sehr geringe Rolle spielen können. Dagegen würden sie nach Soum für die Wasserabgabe und für die Wärmeregulation von großer Bedeutung sein. Die letztere Anschauung ist neuerdings auch von Victorow (37) vertreten worden.

Zusammensetzung der in den Luftsäcken enthaltenen Luft. Nachdem schon Sappey (32) in 2 Versuchen bei der Ente die aus einem Luftsack aspirierte Luft auf ihre Zusammensetzung untersucht hatte, hat in neuerer Zeit Soum (36) gleichfalls mittels einer durch die Haut eingeführten Spritze bei Enten und Tauben in einer großen Zahl von Versuchen aus verschiedenen Luftsäcken Luftproben entnommen, deren Analyse, da die Entnahme langsam erfolgte, die mittlere Zusammensetzung der in diesen Räumen enthaltenenen Gasmengen wiedergibt. Die von ihm erhaltenen Mittelwerte sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Tierart	Luftsack	CO_2	O_2	N_2	Zahl der	
					Versuche	Versuchstiere
Ente	Diaphragmat.	3,78	15,59	80,63	5	3
„	Abdominal.	2,71	17,14	80,15	5	3
Taube	Diaphragmat.	5,03	15,18	79,79	2	1
„	Interclavicul.	6,38	12,78	80,84	3	2

Nach Soum würden sich die Resultate daraus erklären, daß bei der Einatmung die in der Lunge befindliche Luft, vermischt mit Luft der Trachea und der Bronchien, in die Luftsäcke angesaugt würde. Der besonders hohe CO_2-Gehalt des interclavicularen Luftsackes würde sich durch die schlechte Ventilation dieses Luftsackes (bei Ruhe des Tieres) erklären, infolge deren die an sich geringe CO_2-Bildung im Luftsack mit zum Ausdruck käme.

Es ist von Interesse, mit diesen Daten die Werte zu vergleichen, die Soum für die Zusammensetzung der Exspirationsluft fand, die in der Weise gewonnen wurde, daß die Tiere durch eine in die Luftröhre eingebundene Kanüle frische Luft atmeten, während von der ausgeatmeten Luft einige Kubikzentimeter über Petroleum aufgefangen wurden. Die Mittelwerte zeigt die folgende Tabelle:

Tierart	CO_2	O_2	$\frac{CO_2}{O_2}$	Zahl der	
				Versuche	Versuchstiere
Ente	2,98	15,84	0,57	3	3
Taube	3,89	14,50	0,60	13	8

Die respiratorischen Quotienten, die sich aus diesen Daten ergeben würden, sind so niedrig, daß sie trotz der gegenteiligen Versicherung des Autors wohl nur durch Fehler der Methodik erklärbar sein dürften. Jedenfalls scheint eine bemerkenswerte Uebereinstimmung zwischen der Zusammensetzung der Exspirationsluft und der in den Luftsäcken enthaltenen Luft zu bestehen, die, da sie nicht durch einen in den Luftsäcken selbst erfolgenden Gaswechsel bedingt wird, nur durch die Atmungsmechanik erklärbar erscheint. Doch gehört die Erörterung dieser Verhältnisse in das Gebiet der letzteren.

Es ist hier auch nicht der Ort, auf die verschiedenen anderen den Luftsäcken zugeschriebenen Funktionen näher einzugehen (vgl. Schulze, 33). Es sei nur erwähnt, daß die schon von Hunter (16) ausgesprochene und später noch öfter vertretene Ansicht, nach welcher die Luftsäcke Luftreservoire für den Flug darstellen, bereits von Sappey (32) durch den einfachen Hinweis darauf widerlegt wurde, daß dieser Luftvorrat nur wenige Minuten hinreicht, um nach Unterbindung der Luftröhre das Leben zu erhalten. In gleicher Weise muß auch die in neuerer Zeit noch von Roché (31) und von Malassez (21) vertretene Auffassung, daß die Luftsäcke der Tauchervögel es sind, welche durch den in ihnen enthaltenen Luftvorrat das lange Verweilen dieser Tiere unter Wasser ermöglichen, wohl abgelehnt werden, da P. Bert (4, p. 390) bei Vergleichung der Luftkapazität von Enten und Hühnern keinen Unterschied feststellen konnte, der zur Erklärung des längeren Ueberlebens der ersteren unter Wasser hingereicht hätte.

3. Die Knochenhöhlen.

Ueber eine etwaige respiratorische Bedeutung der in die Knochen sich erstreckenden Ausläufer der großen Luftsäcke ist nichts Sicheres bekannt. Schon die älteren Autoren haben diese Frage verschiedentlich diskutiert (Hunter, 16; Owen, 26, Vrolik, 38); von den neueren schloß Ficalbi (9) aus dem Vorhandensein eines sehr engmaschigen Kapillarnetzes in den die Knochenhöhlungen auskleidenden Ausläufern der Luftsäcke auf deren Bedeutung für den Gasaustausch. Die gleiche Schlußfolgerung zog auch Baer (1). Auch er konnte in den Membranen, welche die Knochenhöhlen auskleiden, regelmäßige und dichtmaschige Netze echter, teilweise nur von einem einschichtigen Plattenepithel bedeckter Kapillaren nachweisen, in denen nach seiner Ansicht die Bedingungen für einen respiratorischen Gasaustauch sicher gegeben sind. Um diese Annahme experimentell zu prüfen, stellte er den folgenden Versuch an: Am proximalen und am distalen Ende des Oberarmknochens einer Gans wurde je eine Oeffnung angelegt, von der ersteren aus die Verbindung mit dem axillaren Luftsack durch Tamponade aufgehoben, und sodann in jede Oeffnung ein Glasrohr luftdicht eingekittet; hierauf wurde ein Luftstrom durchgesaugt, der nach seinem Durchgange durch den Knochen Kalkwasserventile passierte. Nach 8 Minuten trat eine milchige Trübung auf, die sich allmählich zu einem Niederschlage verstärkte. Eine Schlußfolgerung auf eine irgendwie nennenswerte Beteiligung der Knochenhöhlen am Gaswechsel unter normalen Bedingungen läßt sich aus diesen Versuchen aber schwerlich ziehen. Denn ganz abgesehen davon, daß die CO_2-Ausscheidung wohl nicht sehr stark war, wenn sie erst nach so langer Zeit zu einer Kalkfällung führte, fand bei diesem Versuche eine Durch-

lüftung statt, wie sie unter physiologischen Bedingungen zweifellos niemals erfolgen kann. Aus dem Umstande, daß alle Druckschwankungen der Atmung sich auf die Knochenhöhlungen übertragen, darf man nicht, wie dies BAER tut, den Schluß ziehen, daß die Luft in den letzteren kontinuierlich erneuert werde. Viel wahrscheinlicher handelt es sich bloß um ein Hin- und Herpendeln der Luftsäule, deren Zusammensetzung wohl nur langsam eine Aenderung erfährt. Das gleiche gilt wohl auch für die bei einigen Vögeln zu beobachtende subkutane Pneumatizität.

4. Die Haut.

Die dichte Federnhülle der Haut macht es von vornherein unwahrscheinlich, daß dieser ein nennenswerter Anteil an dem respiratorischen Gaswechsel zukomme. REGNAULT und REISET (29) und KROGH (19) haben einige Versuche hierüber angestellt. Die ersteren ließen das in einem Kautschukbehälter befindliche Tier durch eine Oeffnung freie Luft atmen; die den Körper umgebende Luft wurde entweder unverändert gelassen und nach mehrstündiger Dauer des Versuches analysiert, oder es wurde ein kontinuierlicher Luftstrom hindurchgesaugt, dessen Kohlensäure in Absorptionsröhren aufgefangen oder durch Wägung bestimmt wurde. Die an einem Huhn angestellten Versuche ergaben stets nur eine sehr geringe Ausscheidung von Kohlensäure (durch Haut und Darm). Eine Aufnahme von Sauerstoff war nicht mit Sicherheit festzustellen.

KROGH (19) stellte seine Versuche an einer Taube an, die in einem Glasgefäß eingeschlossen war und durch eine aus dem Gefäß herausführende Trachealkanüle Luft atmete. Die den Körper umgebende Luft wurde nach längerer Zeit analysiert. Die Versuche ergaben, daß die gesamte Hautatmung gering ist, und daß mehr Kohlensäure durch die Haut ausgeschieden als Sauerstoff aufgenommen wird. Die Hautatmung wird durch die Temperatur beeinflußt, und zwar entsprechend den Veränderungen, welche die Zirkulation in der Haut hierbei erfährt. Wenn das Tier vor Kälte zittert, so daß die Hautgefäße kontrahiert sind, findet überhaupt keine Hautatmung statt. Aus dieser Abhängigkeit von der Hautzirkulation erklärt sich auch die Beobachtung, daß es nicht die niedrige Temperatur, sondern ihr Absinken ist, welches die Hautatmung herabsetzt, wie auch umgekehrt die höchsten Werte bei einer relativ niedrigen, aber ansteigenden Temperatur beobachtet wurden. Außer der Temperatur müssen jedoch auch noch andere Einflüsse eine Rolle spielen. — Nimmt man den Gesamtgaswechsel der Taube zu etwa 1600 ccm pro Kilogramm und Stunde, so ergibt sich nach KROGH der Maximalwert der Hautatmung zu weniger als 1 Proz., der Mittelwert zu etwa 0,4 Proz. Rechnet man die Oberfläche der Taube zu 10 qcm für 1 g Körpergewicht (etwas niedriger als beim Menschen oder beim Frosch wegen der mehr kugeligen Gestalt), so ergibt sich als maximale O_2-Absorption 0,92 ccm pro Quadratdezimeter oder bei dem vermutlich der Norm entsprechenden Werte von 7 ccm Hautatmung pro Kilogramm und Stunde als Mittelwert 0,47 ccm pro Quadratdezimeter, ein Wert, wie er etwa auch der Hautatmung des Menschen entspricht.

5. Die Blutgase.

Ueber die Blutgase der Vögel liegen bisher nur sehr spärliche Untersuchungen vor. Mit der auf absolute Genauigkeit keinen Anspruch erhebenden Methode von Cl. Bernard, welche darin besteht, daß man den Sauerstoff des Blutes durch Kohlenoxyd verdrängt und den ausgeschiedenen Sauerstoff analysiert, hat P. Bert (4, p. 147) eine größere Zahl vergleichender Versuche über den Gasgehalt des arteriellen Blutes verschiedener Warmblüter, darunter auch des Huhnes und der Ente, angestellt. Die Blutprobe wurde der Arteria femoralis entnommen. Der O_2-Gehalt des Hühnerblutes ergab sich einmal zu 19,05, ein andermal zu 10,7 Proz.; die bei der Ente erhaltenen Werte waren 11,6, 9,8, 13,66, 15,22 und 8,8 Proz. Soweit diese sehr divergierenden Werte eine Schlußfolgerung zulassen, würde sich für den O_2-Gehalt des Hühnerblutes ein höherer Wert ergeben als für den des Entenblutes, das Gegenteil von dem, was P. Bert erwartet hatte. Die größere Widerstandsfähigkeit der Taucher gegen Asphyxie kann danach also nicht durch ein größeres O_2-Bindungsvermögen des Blutes erklärt werden. Den O_2-Gehalt des aus dem rechten Herzen entnommenen Blutes bei einer Ente fand er zu 4,3 Proz. gegenüber 13,9 Proz. beim Hund, woraus sich eine vollkommenere Ausnützung des Sauerstoffs bei der Ente ergeben würde (1 Versuch!).

Im Anschluß an diese Daten sei erwähnt, daß P. Bert (4, p. 533) die Ursache für das auffällig lange Ueberleben untergetauchter Enten (im Mittel über 11, einmal 16 Minuten), die nach dem Vorangegangenen weder in dem größeren Luftvorrat der Luftsäcke (vgl. p. 228), noch in einem größeren O_2-Bindungsvermögen des Blutes gelegen sein kann, in zwei Erscheinungen gefunden zu haben glaubt: Erstens in dem besonderen physiologischen Verhalten der Tiere, indem die untergetauchten Enten vollkommen ruhig verharren, während andere Vögel, z. B. Hühner, sich heftig wehren und die im Atmungsapparat enthaltene Luft hierbei ausstoßen, zweitens und hauptsächlich aber in einem größeren Blutreichtum der Tauchvögel. Denn die durch einfaches Ausbluten gewonnene Blutmenge betrug in je fünf Versuchen bei der Ente $^1/_{14}$—$^1/_{21}$, beim Huhn aber nur $^1/_{21}$—$^1/_{46}$ des Körpergewichtes. Durch die größere Blutmenge würde ein größerer O_2-Vorrat gegeben sein. Richet (30) hat jedoch demgegenüber sehr mit Recht darauf hingewiesen, daß die O_2-Menge, die durch das von Bert gefundene Blutquantum gebunden werden kann, höchstens 3 Minuten zum Leben ausreichen würde. Daß die Ursache für das lange Ueberleben unter Wasser ebensowenig in einem im Blute wie in einem in den Luftwegen vorhandenen O_2-Vorrat liegen könne, konnte Richet dadurch direkt erweisen, daß er Enten auch nach schweren Blutverlusten, die etwa $^1/_2$—$^2/_3$ der gesamten Blutmenge betragen mochten, ein Untertauchen von 4—7 Minuten überdauern sah.

Nach P. Bert hat noch Jolyet (18) eine Reihe von Versuchen über Blutgase der Vögel mitgeteilt (ohne Angabe der Methodik). Er fand den O_2-Gehalt des arteriellen Blutes im allgemeinen geringer als bei den Säugetieren, beobachtete jedoch im Gegensatz zu Bert bei den Tauchvögeln (Ente) einen größeren O_2-Gehalt als beim Huhn. Die erstere Tatsache soll durch einen geringeren Gehalt des Vogelblutes an Hämoglobin bedingt sein. Der Vergleich des O_2-Gehaltes

des arteriellen Blutes mit dem überhaupt aufnehmbaren Maximalvolumen ergab in einigen Versuchen, daß das Blut nahezu vollständig mit Sauerstoff gesättigt war. Der CO_2-Gehalt war bei den Enten größer als bei den Hühnern und bei den Vögeln überhaupt größer als bei den Säugetieren. Der Vergleich des arteriellen und venösen Blutes ergab — in Uebereinstimmung mit dem oben erwähnten Versuche BERTS — eine größere Ausnutzung des Blutsauerstoffs bei den Vögeln als bei den Säugetieren. Die von JOLYET erhaltenen Werte sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Tierart	Blutgase in Vol.-Proz.				Maximales O_2-Bindungsvermögen
	Arterielles Blut		Venöses Blut		
	CO_2	O_2	CO_2	O_2	
Huhn	56,6	10,0	57,5	4,1	.
,,	40,7	12,1	.	.	.
,,	47,0	10,0	.	.	11,2
Ente	50,0	11,8	44,8	4,2	.
,,	56,7	12,4	.	.	.
,,	44,0	15,6	.	.	.
,,	60,8	13,5	.	.	.
,,	41,0	13,3	36,4	5,2	.
,,	74,9	14,9	.	.	.
,,	46,0	20,0	55,0	9,0	20,0
,,	45,4	15,2	.	.	17,0
,,	46,3	14,0	.	.	14,0
Gans	42,7	11,2	.	.	.

Schließlich hat FOÀ (10a) bei Untersuchungen über die Apnoë der Vögel auch eine Analyse normalen arteriellen Blutes vom Truthahn mitgeteilt. Es enthielt 14,9 Proz. O_2 und 42,7 Proz. CO_2.

BOHR (6) hat die spezifische Sauerstoffkapazität des Blutes (d. i. die Menge des pro 1 g Eisen chemisch gebundenen Sauerstoffs) bei 16 Exemplaren zweier Arten von Schwimmvögeln (*Uria troile* und *Mormon fratercula*) untersucht und im Mittel zu 348 ccm gefunden (Minimum 344, Maximum 356), Werte, die die gleiche Größenordnung zeigen wie die später zu erwähnenden analogen Ergebnisse beim Blute der Säugetiere.

Ueber die Spannung der Blutgase bei den Vögeln existieren bloß einige mit der Kohlenoxydmethode (s. später) gewonnene Angaben von HALDANE und SMITH (12). Sie fanden den O_2-Druck des arteriellen Blutes beim Dompfaff zu 36,4 und 41,2, beim Hänfling zu 57,6 und 43,1 und bei einem Kanarienvogel zu 23,1 Proz. des Atmosphärendruckes. Sieht man von dem letzteren Versuch ab, in welchem das Versuchstier sich in sehr schlechtem Zustande befand, so würde der O_2-Druck des arteriellen Blutes bei den Vögeln ein außerordentlich hoher sein, im Mittel mehr als doppelt so hoch wie der der Atmosphäre, und es könnte die Ursache für die besondere Leistungsfähigkeit ihres Atmungsapparates zum Teil auch in einer besonders kräftigen Sekretionsarbeit der Lungenzellen gesucht werden. Doch sind, wie wir sehen werden, die mit der Kohlenoxydmethode gewonnenen Werte zum großen Teil als unrichtig erwiesen worden, so daß sie nicht als Grundlage weiterer Betrachtungen dienen können.

6. Der Gasaustausch des Eies.

Eine kurze Besprechung erfordert noch die Atmung des Eies. Hier sind insofern besondere Verhältnisse gegeben, als die Atmungsgase das Hindernis der Eischalen passieren müssen. Man sollte daher erwarten, daß die im Ei enthaltene Luft einen geringeren O_2-Gehalt aufweise als die äußere Atmosphäre. Um so befremdlicher erscheinen die älteren Angaben von BISCHOF (5) und von DULK (8), nach welchen der O_2-Gehalt der Eiluft den der Atmosphäre ganz beträchtlich übertreffen würde. BISCHOF untersuchte die Luft von 5 bebrüteten Eiern, die unter ausgekochtem Wasser aufgeschlagen wurden; der O_2-Gehalt betrug: 1) 24,28, 2) 23,68, 3) 21,90, 4) + 5) 24,04, im Mittel 23,475 Proz. BISCHOF hob das Befremdliche seiner Beobachtung hervor, ohne eine Erklärung dafür zu geben.

Eingehender waren die Untersuchungen von DULK. Er analysierte zunächst die Luft von unbebrüteten Eiern, welche in sorgfältig ausgekochtem Wasser aufgeschlagen wurden. Zwei Versuche, zu denen je 8 Eier verwendet wurden, ergaben einen O_2-Gehalt von 25,26 und 26,77 Proz. Eine Erklärung für den hohen O_2-Gehalt suchte er durch den Hinweis darauf zu geben, daß die im Wasser gelöste Luft über 30 Proz. O_2 enthält, scheint also angenommen zu haben, daß die im Ei befindliche Luft zuerst im Eiweiß gelöst war. Bei Eiern, die 10 Tage lang bebrütet worden waren, ergab sich ein CO_2-Gehalt von 4,44 Proz. (bei den unbebrüteten Eiern war der CO_2-Gehalt nicht untersucht worden) und ein O_2-Gehalt von 22,47 Proz. Bei Eiern, die 20 Tage bebrütet worden waren und bei denen das Piepen der Hühnchen bereits deutlich zu hören war, ergab ein Versuch 9,23, ein zweiter 8,48 Proz. CO_2 und 17,55 bezw. 17,90 Proz. O_2. DULK nimmt an, daß die Kohlensäure sich auf Kosten des in der Eiluft enthaltenen Sauerstoffs gebildet habe; in der Tat ergibt sich, wenn man das Volumen der Kohlensäure zu dem des Sauerstoffs addiert, in beiden Fällen über 26 Proz. O_2, also der anfänglich gefundene Wert. Obwohl diese Uebereinstimmung eine auffällige ist, kann die Erklärung DULKS natürlich nicht zutreffend sein, weil sie den Gasaustausch mit der äußeren Atmosphäre unberücksichtigt läßt.

Um über diese merkwürdigen Resultate Aufklärung zu erhalten, nahm HÜFNER (15) zunächst das Studium der Diffusionsverhältnisse der Eischale in Angriff, um festzustellen, ob vielleicht die Verschiedenheit der Diffusion der einzelnen Gase die Ursache der oben erwähnten Beobachtungen bilde. Allein die Versuche, bei welchen in einem Diffusiometer die Diffusionsgeschwindigkeit verschiedener Gase durch die Eischale geprüft wurde, ergaben, daß die Kalkschale von Hühner- und Gänseeiern gerade dem Sauerstoff den größten Widerstand für seinen Durchgang entgegengesetzt und der Kohlensäure den geringsten. Die Diffusionsgeschwindigkeit war dem Gasdruck proportional. Die Hühnereischale erwies sich beträchtlich weniger durchlässig als die Gänseeischale, ein Unterschied, der, wenn er sich in analoger Weise auch bei anderen Eiern finden sollte, nach HÜFNER teleologisch durch das bei dem größeren Ei ungünstigere Verhältnis zwischen Oberfläche und Inhalt erklärbar wäre. Wenn an der Kalkschale die Eihaut belassen wurde, so zeigte sich gleichfalls die Diffusionsgeschwindigkeit der Kohlensäure größer als die des Stickstoffs und diese größer als die des Sauerstoffs (am

größten die des Wasserstoffs); im ganzen aber war die Diffusionsgeschwindigkeit durch die Anwesenheit des Eihäutchens auf etwa $^1/_7$ herabgesetzt. Bemerkenswert ist die aus den obigen Versuchen sich ergebende Tatsache, daß auch die einfache Kalkschale sich nicht wie eine poröse Scheidewand verhält, für welche gemäß dem Grahamschen Gesetz die Diffusionsgeschwindigkeiten der Gase den Quadratwurzeln aus ihren spezifischen Gewichten umgekehrt proportional sein müßten.

Nach diesen Feststellungen wandte sich Hüfner der direkten Untersuchung der Eiluft zu. Die Luft von 12 wenige Wochen alten Hühnereiern (die rasch nacheinander unter ausgekochtem Wasser aufgestochen wurden) wurde in das mit Quecksilber gefüllte Absorptionsrohr übergeführt. Die Analyse ergab einen O_2-Gehalt von 18,94 Proz. O_2, 79,97 Proz. N_2 und 1,09 Proz. CO_2. Die Luft von zwei durch 16 Tage bei 40° im Brutofen gehaltenen Gänseeiern ergab bei dem einen 19,58 Proz. O_2, 79,55 Proz. N_2 und 0,87 Proz. CO_2, bei dem anderen 19,85 Proz. O_2, 78,62 Proz. N_2 und 1,53 Proz. CO_2. Die Eier waren aber unbefruchtet, denn es hatte sich kein Embryo entwickelt. Durch diese Versuche hält Hüfner die älteren Angaben für widerlegt. Immerhin bleibt aber die Uebereinstimmung der von Bischof und von Dulk erhaltenen Werte sehr auffällig; es muß auch darauf hingewiesen werden, daß es sich bei Hüfners Versuchen durchweg um ältere, teils unbefruchtete, teils unbebrütete Eier gehandelt hat, bei denen die Verhältnisse anders sein könnten.

Unter Zugrundelegung der von Baumgarten (3) gewonnenen Angaben über die Größe des respiratorischen Gaswechsels berechnete Hüfner aus seinen Diffusionsversuchen, daß die Gesamtmenge Sauerstoff oder Kohlensäure, welche während der Zeit der Bebrütung durch die Eischale durchdiffundieren kann, um das Vielfache größer ist, als es der Gaswechsel tatsächlich erfordert, die einfachen Diffusionsvorgänge demgemäß zu seiner Erklärung völlig zureichend sind.

Neuerdings hat Hasselbalch (14) am Hühnerei auch einige Untersuchungen über die Zusammensetzung der Kammerluft angestellt und in vier von sieben Versuchen, darunter einmal bei unbefruchteten Eiern, einen etwas höheren Prozentgehalt an Sauerstoff gefunden als in der Atmosphäre, 21,35—21,57 Proz. Auch die Auspumpung des Eiinhaltes ergab einen sowohl prozentisch wie absolut höheren O_2-Gehalt als der der gleichen Menge Wasser. Die Respirationsversuche sowohl mit befruchteten, wie mit unbefruchteten Eiern, ja sogar mit bloßen Eidottern, die in Salzlösungen gebracht waren, führten Hasselbalch zu dem Ergebnis, daß in den ersten Stunden der Bebrütung eine Sauerstoffproduktion stattfindet, die auf einer vitalen Abspaltung von Sauerstoff beruhen soll. Diese Versuche sprechen zu gunsten der Realität der älteren Untersuchungen über die Zusammensetzung der Kammerluft, deren unter Umständen abnorm hoher O_2-Gehalt allerdings mit dem respiratorischen Gasaustausch in keinem Zusammenhang stehen würde.

Die Ausbildung des Hämogloblins gewinnt nach den Untersuchungen von Bakounine (2) für den Hühnerembryo erst nach acht Bebrütungstagen Bedeutung, wenn mit der Entwicklung der Allantois der O_2-Bedarf ansteigt; bis dahin wird nach ihm der Zusatz von Kohlenoxyd zu der das Ei umgebenden Atmosphäre gut ertragen.

Literatur.

Vögel.

1. **Baer, M.**, *Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge der Vögel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61 (1896), p. 420 (auch Inaug.-Diss. Tübingen 1896).*

Bakounine, S., *Sur l'évolution des fonctions embryonnaires. Arch. ital. Biol., T. 23 (1895), p. 420.*

3. **Baumgarten, J.**, *Der Atmungsprozeß im Ei, Freiburg i. B. 1861.*

4. **Bert, P.**, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*

5. **Bischof, G.**, *Chemische Untersuchung der Luft, welche sich in den Hühnereiern befindet. Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 39 (1823), p. 446.*

6. **Bohr, Chr.**, *Blutgase und respiratorischer Gaswechsel. Nagels Handb. d. Physiol., Bd. 1 (1905), p. 102.*

6a. **Couvreur, E.**, *Sur le pneumogastrique des oiseaux, Paris, Masson, 1892 [Ann. Univ. Lyon, T. 2 (1892), Fasc. 3].*

7. **Cuvier, G.**, *Le règne animale, T. 1, p. 290, Paris 1817. — Leçons d'anatomie comparée. 2. édit., T. 7, Paris 1840.*

8. **Dulk**, *Untersuchungen über die in den Hühnereiern enthaltene Luft. Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 48 (1830), p. 363.*

9. **Ficalbi, E.**, *Recherches sur la structure histologique des poches aérifères des oiseaux. (Extrait.) Arch. ital. Biol., T. 6 (1884), p. 172.*

10. **Fischer, G.**, *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Bronchialbaum der Vögel. Zoologica, Bd. 19, Heft 45 (1907).*

10a. **Foà, C.**, *Ricerche sull' apnea degli uccelli. Atti R. Accad. d. Sc. d. Torino, Vol. 46 (1910/11); auch in Arch. ital. Biol., T. 55 (1911), p. 412.*

11. **Grober, J. A.**, *Ueber die Atmungsinnervation der Vögel. Pflügers Arch., Bd. 76 (1899), p. 427.*

12. **Haldane, J.**, and **Smith, J. L.**, *The absorption of oxygen by the lungs. Journ. of Physiol., Vol. 22 (1897/98), p. 231.*

13. **Harvey, W.**, *Exercitationes de generatione animalium, Lugduni Batavorum 1737, p. 5.*

14. **Hasselbalch, K. A.**, *Ueber Sauerstoffproduktion im Hühnerei. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 13 (1902), p. 170.*

15. **Hüfner, G.**, *Beitrag zur Lehre von der Atmung der Eier. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1892, p. 467.*

16. **Hunter, J.**, *An account of certain receptacles of air in birds etc. Philos. Transact., Vol. 64 (1774), p. 205.*

17. **Jaquemin, E.**, *Recherches physiologiques et anatomiques sur la respiration etc. Verhandl. K. Leop.-Carol. Akad., Bd. 19 (1842), 2. Abt., p. 283.*

18. **Jolyet, F.**, *Contributions à l'étude de la physiologie comparée du sang des vertébrés ovipares. Gaz. médic. de Paris, Ann. 45, (4) T. 3 (1874), p. 381.*

19. **Krogh, A.**, *Some experiments on the cutaneous respiration of vertebrate animals. Skandin. Arch. f. Physiol., Bd. 16 (1904), p. 348.*

20. **Magnus, H.**, *Physiologisch-anatomische Studien über die Brust- und Bauchmuskeln der Vögel. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1869, p. 207.*

21. **Malassez**, *Sur la résistance du canard et des animaux plongeurs à l'asphyxie par submersion. Compt. rend. Soc. Biol., T. 47 (1894), p. 770.*

22. **Meckel, J. F.**, *System der vergleichenden Anatomie, Bd. 6, p. 280, Halle 1833.*

23. **Milne-Edwards**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. 2, p. 343, Paris 1858.*

24. **Mosso, A.**, *Der Mensch auf den Hochalpen, Leipzig 1899.*

25. **Oppel, A.**, *Atmungsapparat. Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat., Bd. 6, Jena 1905.*

26. **Owen, R.**, *On the anatomy of vertebrates, Vol. 2, p. 216, London 1866.*

27. **Pagenstecher, A.**, *Allgemeine Zoologie, 3. Teil, p. 342, Berlin 1878.*

28. **Pembrey, M. S.**, *Chemistry of respiration. Schaefers Textbook of Physiol., Vol. 1 (1898), p. 706.*

29. **Regnault, V.**, et **Reiset, J.**, *Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. Ann. de Chim. et de Phys., (3) T. 26 (1849), p. 505.*

30. **Richet, Ch.**, *La résistance des canards à l'asphyxie. Compt. rend. Soc. Biol., T. 47 (1894), p. 244.*

31. **Roché, G.**, *Contribution à l'étude de l'anatomie comparée des réservoirs aériens etc. Ann. d. Sc. nat., Zool., T. 11 (1891), p. 1.*

32. **Sappey, Ph. C.**, *Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux, Paris 1847, p. 43 f.*

33. **Schulze, Fr. E.**, *Ueber die Luftsäcke der Vögel, Jena, Fischer, 1912.*

34. **Siefert, E.**, *Ueber die Atmung der Reptilien und Vögel. Pflügers Arch., Bd. 64 (1896), p. 476.*
35. **Soum, J. M.**, *Sur les sacs aériens des oiseaux. Ann. d. l. Soc. Linn. d. Lyon, T. 42 (1895), p. 141, 149.*
36. — *Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux, Paris, Masson, 1896 [Ann. Univ. Lyon, T. 28 (1896)].*
37. **Victorow, C.**, *Die kühlende Wirkung der Luftsäcke bei den Vögeln. Pflügers Arch., Bd. 126 (1909), p. 300.*
38. **Vrolik, D. G.**, *Campers und Hunters Gedanken über den Nutzen der Röhrenknochen bei Vögeln. (Uebers. a. d. Holländ.) Reils Arch. f. Physiol., Bd. 6 (1805), p. 469.*
39. **Zuntz, N.**, *Physiologie der Blutgase und des respiratorischen Gaswechsels. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 4, 2. Hälfte, p. 134 (1882).*

XII. Säugetiere.

A. Die Lungen.

Die Lungen der Säugetiere bestehen nicht wie jene der Vögel aus einem System allseitig miteinander kommunizierender Luftkapillaren, sondern die immer feiner sich verteilenden Luftwege führen zu blind endigenden Läppchen, deren respirierender Teil aus einer großen Zahl mehr oder minder halbkugeliger Alveolarsäckchen besteht, die durch einen gemeinsamen Raum, das Atrium, mit dem zuleitenden Alveolargang kommunizieren. Bezüglich der Einzelheiten der anatomischen Struktur der Lungen bei den verschiedenen Säugetieren kann auch hier wieder auf die vortreffliche zusammenfassende Darstellung von Oppel (42, p. 620—752) verwiesen werden. Hier sei nur als physiologisch besonders bedeutungsvoll die außerordentliche Zartheit des respiratorischen Epithels hervorgehoben; die die Blutkapillaren überlagernden Zellen sind, wie Kölliker (28) gezeigt hat, zu ganz dünnen, kernlosen Platten umgewandelt (Fig. 68). Die unbefangene Betrachtung dieser anatomischen Struktur muß wohl zu der Anschauung führen, daß sie auf eine möglichste Erleichterung der Diffusion hinzielt; „sezernierende" Zellen von solcher Beschaffenheit sind nirgends bekannt.

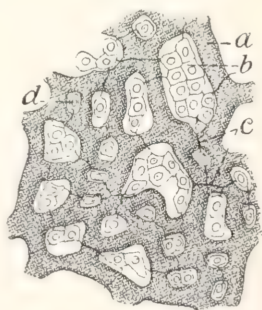


Fig. 68. Lungenepithel der erwachsenen Katze, aus einer peripheren Alveole. *a* Kapillaren, *b* Inseln kleiner kernhaltiger Zellen, *c* die über die Kapillaren weglaufenden Konturen der größeren membranartigen Platten, *d* Zelle, die nur durch eine Kontur mit einer der umliegenden Inseln verbunden ist. Vergr. ca. 350-fach, reduziert auf $^4/_5$. (Nach Elenz, aus Oppel, 42.)

Die Größe der Alveolen und die wohl meist in entgegengesetztem Sinne sich ändernde Größe der respiratorischen Gesamtfläche dürfte zu der Intensität des Gaswechsels in Beziehung stehen. Aeltere Angaben über die Größe der Alveolen finden sich bei Oppel (42, p. 642 f.) zusammengestellt. Schulze (52) fand die größten Alveolen beim Faultier (*Bradypus tridactylus*, im Mittel 400 μ Durchmesser), die kleinsten bei der Zwergspitzmaus (*Sorex minutus*, im

Mittel 25 μ Durchmesser) und bei der nur wenig größeren Fledermaus (*Vesperugo pipistrellus*, 30 μ). Die Alveolen der Hauskatze, deren Körpergröße der des Faultieres entspricht, haben einen Durchmesser von nur 100 μ, jene des etwa 10mal so großen Delphins (*Phocaena phocaena*) 150 μ und die des Menschen nach älteren Bestimmungen etwa 200 μ. Alle Messungen beziehen sich wohl auf die kollabierte Lunge. — Nach Pick (46) sind die Lungenalveolen beim Dugong (*Halicore dugong*) sehr viel größer als bei allen anderen Säugetieren; sie haben einen Durchmesser von ungefähr 500—1000 μ (!).

Viel umstritten ist die Frage, ob bei den Säugetieren in den Scheidewänden benachbarter Alveolen Löcher vorkommen (vgl. Oppel, 42, p. 645f.). Während Oppel zu dem Ergebnis kommt, daß solche normalerweise nicht vorhanden sind, gibt Schulze (52) an, daß er sie bei allen von ihm untersuchten Säugetieren gefunden habe, und daß sie, ganz ebenso wie die Größe der Alveolen, zu der Intensität des Gaswechsels in Beziehung zu stehen scheinen. So fand sie Schulze bei den, wie erwähnt, mit besonders großen Alveolen ausgestatteten Edentaten nur selten, mäßig häufig beim Menschen und den mittelgroßen Haussäugetieren, zahlreicher bei den Nagetieren (Ratte, Maus), noch zahlreicher bei den Fledermäusen, am reichlichsten aber bei einigen Insectivoren (Zaunigel, Maulwurf), besonders bei der durch die Kleinheit ihrer Alveolen ausgezeichneten Zwergspitzmaus, bei der die Alveolarsepten geradezu in ein Gitterwerk verwandelt erscheinen. Es ist, wie Schulze betont, einleuchtend, von wie großem Vorteil diese Einrichtung für den Gaswechsel sein muß, da hierdurch die in den Alveolarsepten besonders engmaschigen Blutkapillaren fast von allen Seiten frei dem Gasaustausch zugänglich gemacht sind.

Von großem Interesse wäre es, genauere Angaben über die Größe der respiratorischen Oberfläche bei den verschiedenen Tierarten zu besitzen; doch liegen nur wenige Daten hierüber vor. Eine Zusammenstellung älterer, wohl wenig zuverlässiger Angaben findet sich bei Sussdorf (54), der selbst auf Grund eines von Colin für den Menschen angenommenen (vermutlich zu niedrigen) Verhältnisses der Lungen- zur Körperoberfläche auch die respiratorische Oberfläche für einige Haussäugetiere berechnet hat, unter der Voraussetzung, daß dieses Verhältnis für alle Säugetiere annähernd das gleiche sei. Genauere Berechnungen wurden für die Lunge des Menschen fast gleichzeitig von Aeby (1) und von Zuntz (56, p. 90) ausgeführt. Aeby hat auf Grund seiner Messungen des mittleren Volumens der kollabierten Lunge und des Alveolardurchmessers die respiratorische Oberfläche der Lunge zu rund 50 qm beim Manne und 40 qm beim Weibe berechnet, jene der in Ruhelage im Körper ausgespannten Lunge zu 79 bzw. 63 qm und jene der Lunge in maximaler Inspirationsstellung zu 130 bzw. 103 qm. Zuntz berechnete in ähnlicher Weise die respiratorische Oberfläche in Mittellage zu mindestens 90 qm. Neuerdings hat Sussdorf (55) an der Hand von Korrosionsmetallausgußpräparaten die Größe der respiratorischen Oberfläche beim Pferde unter Zugrundelegung eines Durchmessers von 0,2 mm für die als Kugeln betrachteten Alveolen, und einer Lungenkapazität von 40 l zu rund 1200 qm (!) berechnet. Analoge Berechnungen für die kollabierte Lunge von Meerschweinchen, Kaninchen und Hund hat kürzlich Pütter (49) mitgeteilt.

Alle diese Zahlen sind natürlich nur Näherungswerte, und den Berechnungen haften mancherlei Mängel an. So haben z. B. die meisten den Inhalt der Alveolen als den von Kugeln berechnet, wodurch, da es sich ja niemals um ganze Kugeln handeln kann, das Volumen der einzelnen Alveolen zu groß, ihre Gesamtzahl und und damit auch die respiratorische Oberfläche sich etwas zu gering ergibt. Hierzu kommt noch das schon von Zuntz hervorgehobene Moment, daß infolge des Vorspringens der Kapillaren in das Lungenvolumen, sowie sekundärer Ausbuchtungen die respiratorische Oberfläche in Wahrheit noch eine sehr beträchtliche Vergrößerung erfahren muß. Der Berechnung von Zuntz scheint andererseits allerdings wieder der Fehler anzuhaften, daß der von ihm angenommene Alveolardurchmesser von 200 der kollabierten Lunge und nicht, wie er annimmt, dem der Berechnung zugrunde gelegten Volumen der im Körper ausgespannten Lunge (3000 ccm) entsprechen dürfte. Da mit der Dehnung der Lunge der Durchmesser der Alveolen sich vergrößert, würde diese Berechnung eine zu große Zahl von Alveolen und damit auch eine zu große respiratorische Oberfläche ergeben haben.

Bohr (10, p. 137) hat auch auf indirektem Wege auf Grund der später zu erwähnenden Versuche über die Aufnahme von CO durch die Lungen deren Oberfläche zu berechnen gesucht. Es ist wahrscheinlich, daß die Größe derselben proportional der Oberfläche des Körpers wächst. Auf die Einheit der letzteren bezogen, würde die respiratorische Oberfläche bei Mensch und Hund nicht sehr verschieden sein.

Neuerdings hat Schulze (52) einige Berechnungen der respiratorischen Oberfläche bei verschiedenen Tieren ausgeführt. Er berechnete Fläche und Inhalt der Alveolen nicht als solche von Kugeln, sondern als solche eines nach einer Seite offenen Würfels und erhielt so unter Annahme des Alveolardurchmessers von 200 und eines mittleren Volumens der kollabierten Lunge von 1500 ccm (von denen er 20 Proz. = 300 ccm für Luftwege, Gefäße etc. in Abzug brachte) für den *Menschen* eine respiratorische Oberfläche von etwa 30 qm. Diese Berechnung ergibt für die respirierende Oberfläche des Lebenden zweifellos einen viel zu geringen Wert, weil sie erstens bloß für die kollabierte Lunge durchgeführt ist (für ein Volumen des respiratorischen Parenchyms von 3000 statt von 1200 ccm berechnet, würden sich etwa 55 qm ergeben), und weil die Auffassung der Alveolen als Würfel ein viel zu großes Volumen der einzelnen Alveolen und daher eine viel zu geringe Zahl von Alveolen ergibt. Wenn aber auch dem absoluten Werte nach irrig, sind die Berechnungen von Schulze doch von vergleichendem Interesse. — Er berechnet für die Lunge des *Delphins*, deren Volumen gleich der des Menschen angenommen wird, fast die dreifache Zahl von Alveolen und eine fast um die Hälfte größere respiratorische Oberfläche (43 qm); die kleine *Hauskatze* würde eine respiratorische Oberfläche von 20 qm, das gleich große *Faultier* nur eine solche von 5 qm besitzen, Ergebnisse, die der Verfasser mit der Intensität des Stoffwechsels in Zusammenhang zu bringen sucht, die beim Delphin infolge der großen, zur beständigen Durchdrängung des Wassers erforderlichen Kraft, bei der Katze infolge der kräftigen Muskelaktionen eine bedeutende, bei dem träge an den Bäumen hängenden Faultier eine besonders geringe wäre.

Sehr klein scheint nach der oben erwähnten Größe des Alveolardurchmessers die respiratorische Oberfläche des *Dugong* zu sein. Auch das Kapillarnetz zeigt hier nach Pick eine gröbere Struktur und massivere Verhältnisse als bei den Landsäugern, Tatsachen, die

besonders befremdlich erscheinen in Anbetracht der Beobachtungen von Dexler und Freund, daß beim Dugong die Atempausen zwischen den einzelnen Luftaufnahmen sehr beträchtlich sind, im Mittel etwa eine Minute betragen, während sonst die Waltiere 4—5 Atemzüge in der Minute ausführen sollen (zit. nach Pick, 46).

Auch bei den Cetaceen (*Phocaena phocaena*) ist nach Schulze (53) die Dicke des respiratorischen Epithels auffällig, ein Uebelstand, der aber durch die merkwürdige, sonst nirgends zu beobachtende Erscheinung ausgeglichen wird, daß in der Alveolenscheidewand nicht selten zwei Kapillarnetze vorhanden sind, deren jedes der Innenwand des betreffenden Alveolus anliegt. Ebenso wie die Alveolen eines Alveolenganges durch Oeffnungen in den Septen (s. oben), so scheinen hier auch die verschiedenen Bronchienzweige miteinander in Verbindung zu stehen, woraus sich die von verschiedenen Autoren beobachtete Tatsache erklären läßt, daß von einem Bronchus aus die ganze Lunge aufgeblasen werden kann. Das gleiche, wie für den Tümmler, wird auch für die Wale angegeben, doch konnte Schulze diese, von einigen Autoren übrigens bestrittene Angabe durch die anatomische Untersuchung nicht erhärten.

Im Anschluß an diese Angaben sei mit einigen Worten der eigenartigen Atmungsverhältnisse der Cetaceen gedacht. Wie bei den Tauchervögeln ergibt sich auch hier die Frage, worauf denn die Fähigkeit dieser Tiere beruht, lange Zeit unter Wasser zu verweilen. Das Problem erscheint hier noch bemerkenswerter, weil diese Fähigkeit bei den Walen anscheinend in noch unvergleichlich höherem Maße ausgebildet ist. Gibt doch Brehm (Tierleben, 3. Aufl., Bd. 3, p. 574) an, daß verfolgte Großwale 30—50 Minuten unter Wasser bleiben, und will doch Pechuel-Loesche (Brehms Tierleben, l. c.) beobachtet haben, daß ein harpunierter Pottwal 80 Minuten unter Wasser blieb und dabei 1300 m tief tauchte (!). Brehm will diese Fähigkeit mit den eigentümlichen, einen großen Blutvorrat enthaltenden Säcken in Zusammenhang bringen, die sich bei diesen Tieren an der Herz- und Lungenschlagader finden, sucht sie also in ähnlicher Weise durch einen Blutreichtum zu erklären, wie dies P. Bert — vermutlich mit Unrecht — bei den Tauchervögeln getan hat (vgl. p. 230). An anderer Stelle dieses Werkes (Bd. 3, 1. Hälfte, p. 153) hat du Bois-Reymond die Aufmerksamkeit auf die eigenartigen mechanischen Verhältnisse gelenkt, unter denen sich die Atmung in solchen Fällen vollzieht, und die vielleicht für die Erklärung dieser Erscheinungen von großer Bedeutung sind: Beim Untertauchen in die Tiefe wird die in der Lunge enthaltene Luft unter immer höheren Druck versetzt, ein Umstand, der augenscheinlich den Gaswechsel weitgehend zu beeinflussen vermag. Lastet doch schon in 100 m Tiefe ein Wasserdruck von 10 Atmosphären auf dem Körper, und wenn die übrigens sehr rippenarme Brustwand auch einen Teil dieses Druckes zu tragen vermag, so ist doch nicht zu bezweifeln, daß eine beträchtliche Kompression der Lunge erfolgen muß. Macht man die wohl nicht übertriebene Annahme, daß in größeren Tiefen die vor dem Untertauchen durch maximale Luftaufnahme gedehnte Lunge auf $^1/_{10}$ ihres ursprünglichen Volumens zusammengepreßt, der Gasdruck im Innern mithin auf das 10-fache gesteigert wird, so kann, wenn man einen O_2-Druck der Alveolarluft von 5 Proz. bei gewöhnlichem Luftdruck als aus-

reichend betrachtet, um des Leben des Tieres eine Zeitlang zu erhalten, der in der Lunge enthaltene O_2-Vorrat unter diesen Bedingungen so weit aufgezehrt werden, daß nur mehr $^1/_2$ Proz. O_2 in der Alveolarluft enthalten ist. — Die nur an der Oberfläche sich aufhaltenden Wassersäuger scheinen das Verweilen unter Wasser bei weitem nicht so lange zu ertragen. BERT (6, p. 539) sah einen — allerdings durch längeres Hungern geschwächten — Seehund, der künstlich unter Wasser gehalten wurde, innerhalb 15 Minuten ersticken und gibt an, daß diese Tiere unter normalen Bedingungen selten länger als 3—4 Minten unter Wasser bleiben. — Merkwürdigerweise sollen nach BREHM die Wale rasch zugrunde gehen, wenn sie aufs Trockene geraten.

Anhang.

Außer der Lunge kommt bei den Säugetieren, wenn auch nur sehr sekundär, noch die Haut als respiratorische Oberfläche in Betracht. Bezüglich der am Menschen angestellten Untersuchungen sei auf die Darstellung von LÖWY (36, p. 167 f.) verwiesen. Nach den neueren Untersuchungen beträgt die CO_2-Ausscheidung durch die Haut beim Menschen im Mittel $7^1/_2$—9 g = 4 Liter = ca. $1^1/_2$ Proz. der durch die Lungen ausgeschiedenen Kohlensäure; bei starkem Schwitzen kann dieser Wert bis auf 4—5 Proz. der pulmonalen CO_2-Exhalation ansteigen. Beträchtlicher ist nach den Untersuchungen von LEHMANN, HAGEMANN und ZUNTZ (35) die CO_2-Ausscheidung durch die Haut beim Pferde, die im Mittel auf 60,6 Liter im Verlaufe von 24 Stunden oder rund $2^1/_2$ Proz. der durch die Lungen ausgeschiedenen Kohlensäure berechnet wurde. Die von REGNAULT und REISET (50, p. 505 f.) am Kaninchen und am Hunde angestellten Versuche haben nur eine sehr geringe Hautatmung ergeben.

GERLACH (25) hat am Pferd, am Menschen und am Hunde einige Versuche über die Atmung lokalisierter Hautregionen angestellt. Er fand die Atmung am stärksten beim Menschen und am geringsten beim Hunde, doch war die Zahl seiner Versuche für einen derartigen Vergleich völlig unzureichend. Bemerkenswert ist, daß die Größe der CO_2-Ausscheidung jene der O_2-Aufnahme meist sehr beträchtlich, mitunter bis zum 6-fachen übertraf.

Eine nennenswerte Bedeutung für den Gasaustausch des Gesamtorganismus kommt mithin, soweit bisher bekannt, der Haut bei den Säugetieren nicht zu. Es erscheint sogar fraglich, ob die beobachteten geringen Veränderungen der umgebenden Luft auf einer Atmung durch die Haut und nicht wenigstens teilweise auf einer Atmung der Haut, bzw. ihrer Drüsen beruhen.

Eine respiratorische Oberfläche von geringer Bedeutung stellt auch der Verdauungskanal dar, in welchem eine Absorption des in der verschluckten Luft enthaltenen Sauerstoffs erfolgt, während die mit den Darmgasen ausgeschiedene Kohlensäure wohl zur Gänze den im Darm sich abspielenden Gärungsprozessen entstammt.

B. Die Blutgase.

Die Erscheinungen des Gaswechsels in der Lunge der Säugetiere und das in innigem Zusammenhang damit stehende Verhalten der Blutgase sind Gegenstand sehr zahlreicher Untersuchungen gewesen, auf die hier näher einzugehen um so weniger erforderlich ist, als ihre Ergebnisse gerade in neuester Zeit durch BOHR (10) und durch LÖWY (36) ausgezeichnete zusammenfassende Darstellungen erfahren haben.

Vom vergleichenden Gesichtspunkte aus sind Untersuchungen bisher nur äußerst spärlich vorgenommen worden, und wo Erfahrungen über das Verhalten verschiedener Tierarten vorliegen, sind sie meist mit so verschiedener Methodik und unter so verschiedenen Versuchsbedingungen gewonnen worden, daß eine Vergleichung nur mit größter Vorsicht zulässig erscheint. Mehr der Vollständigkeit halber, als weil es sich in der Tat um exakt miteinander vergleichbare Versuchsresultate handelte, seien daher im folgenden die wichtigsten an verschiedenen Tierarten gewonnenen Daten über den Gehalt und die Spannung der Blutgase wiedergeben.

1. Gasgehalt.

Zunächst sei eine den Darstellungen von Zuntz (56, p. 56) und von Löwy (36, p. 26) entlehnte Zusammenstellung über den Gasgehalt des arteriellen Blutes verschiedener Tiere angeführt, wobei jedoch von den zahlreichen am Hunde gewonnenen Daten bloß jene von P. Bert (7) zitiert seien, der die größte Zahl von Versuchen mit gleichartiger Methodik ausgeführt hat, während bezüglich der übrigen auf die Tabellen bei Zuntz (l. c.) und bei Pembrey (43, p. 761) verwiesen sei. Die Werte für die Katze sind einer neueren Arbeit von Buckmaster und Gardner (17) entnommen.

Gasgehalt des arteriellen Blutes.

Tierart	Sauerstoff			Kohlensäure			Stickst.	Autor	Zahl der Versuche
	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Mittel		
Hund	14,4	26,4	19,4	33,0	50,8	40,4	.	P. Bert	100
Katze	12,0	15,1	13,6	15,8	34,5	28,8	1,0	Buckmaster und Gardner	6
Hammel	9,5	11,9	10,7	41,9	48,3	45,1	1,8	Sczelkow	2
Kaninchen	10,7	14,6	13,2[1])	31,3	36,5	34,0	2,1	Walter	4
Pferd	9,2	16,6	14,0	39,0	55,5	49,4	.	Zuntz und Hagemann	10
Mensch	.	.	21,6	.	.	40,3	1,6	Setschenow	1

Zu vergleichenden Zwecken hat P. Bert (6, p. 147) einige Versuche mit der allerdings nicht sehr genauen Methode von Cl. Bernard ausgeführt, bei welcher der Sauerstoff des Blutes durch Kohlenoxyd verdrängt wird. Er fand in je drei Versuchen im Blute des Hundes 11,3—19,8 Proz., im Blute des Kaninchens 8,3—12,3 Proz.

Sofern man aus den angeführten, mindestens der Zahl nach unzureichenden Versuchen überhaupt einen Schluß ziehen darf, scheint sich zu ergeben, daß der mittlere O_2-Gehalt des arteriellen Blutes bei den Pflanzenfressern niedriger ist als bei den Fleischfressern.

Der Gasgehalt des venösen Blutes (Zusammenstellungen bei Löwy, 36, p. 36, für den Hund bei Pembrey, 43, p. 763) ist natürlich ein sehr verschiedener, je nach der durchflossenen Körperregion.

1) Auch Douglas (20) hat neuerdings in zahlreichen mit der Ferricyanidmethode und dem Hämoglobinometer ausgeführten Bestimmungen der O_2-Kapazität des Kaninchenblutes meist Werte zwischen 12 und 13 Proz. gefunden.

Vergleiche sind daher nur dort annähernd zulässig, wo die Blutproben aus dem rechten Herzen entnommen sind; doch sind auch diese Werte sehr schwankend. Ein Vergleich der Mittelwerte des O_2-Gehaltes des demselben Tiere entnommenen arteriellen und venösen Blutes ergibt die Ausnützung des Sauerstoffs in den Geweben. Eine Zusammenstellung gibt die folgende Tabelle:

Tierart	100 ccm arterielles Blut enthalten im Mittel ccm		100 ccm venöses Blut enthalten im Mittel ccm		100 ccm Blut haben in den Kapillaren		Proz. Ausnützung des O_2 durch die Gewebe	Autor	Zahl der Versuche
	O_2	CO_2	O_2	CO_2	verloren ccm O_2	gewonnen ccm CO_2			
Hund [1]	19,2	39,5	11,9	45,3	7,3	5,8	38,0	Schöffer (51)	6
Hund	22,4	44,2	14,5	50,1	7,9	5,9	35,3	Bohr und Henriques (14)	3
Pferd [2]	14,0	49,4	6,7	55,9	7,3	6,5	52,1	Zuntz und Hagemann (57)	10
Schaf [3]	14,1	.	6,5	48,3	7,6	.	53,8	Preyer (48)	2
Mensch [4]	19,0	.	12,5	.	6,5	.	34,2	Löwy und Schrötter (37)	.

Soweit diese spärlichen Versuchsergebnisse einen Schluß zulassen, scheinen sie zu ergeben, daß die prozentische Ausnützung des Sauerstoffs in den Geweben bei den Pflanzenfressern erheblich größer ist als bei den Fleischfressern, was sich wohl einfach durch den geringeren O_2-Gehalt des arteriellen Blutes bei den ersteren (bei annähernd gleicher Größe des Gaswechsels) erklärt.

Der Sauerstoffgehalt des mit Luft gesättigten Blutes (O_2-Kapazität im gewöhnlichen Sinne) ist im allgemeinen etwas höher als der des arteriellen Blutes. So fanden Geppert und Zuntz (24) das arterielle Blut beim Hunde und Kaninchen in einigen Versuchen zu 95—96 Proz. gesättigt, einen analogen Sättigungswert fand auch Pflüger (45) beim Hund. Zuntz und Hagemann (57) fanden beim Pferd den O_2-Gehalt des arteriellen Blutes meist 1—3 Proz. geringer, in zwei Versuchen aber auch etwas ($^1/_2$—1 Proz.) höher als den des luftgesättigten. Da — was früher nicht bekannt war — das O_2-Bindungsvermögen des Blutes auch von dem Gehalt an Kohlensäure abhängt (s. u.), so ist ein Vergleich des arteriellen und des mit Luft gesättigten Blutes streng genommen nicht ohne weiteres zulässig.

Bohr bezeichnet als spezifische Sauerstoffkapazität die bei völliger Sättigung des Blutes mit Sauerstoff auf 1 g Eisen chemisch gebundene Sauerstoffmenge. Die von ihm und seinen Schülern an verschiedenen Tierarten gewonnenen Werte (zit. nach Bohr, 10, p. 102), ergänzt durch jene von Bornstein und Müller

1) Werte im Original auf 1 m Hg reduziert.

2) Mittelwerte zitiert nach Löwy (36, p. 36 u. 39).

3) Die Werte des venösen Blutes beziehen sich auf Blut, das aus einer Körpervene (nicht dem Herzen) entnommen wurde, die des arteriellen auf das gleiche Blut nach Sättigung mit Luft. Werte im Original auf 1 m Hg reduziert.

4) Die Angaben gründen sich nicht auf direkte Messungen, sondern auf Berechnungen, die auf Grund der mittleren O_2-Spannung der Alveolarluft und des mittleren O_2-Gehaltes des mit Luft geschüttelten Blutes ausgeführt sind.

(16), sowie die kürzlich veröffentlichten von Peters (44) sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Tierart	O_2-Kapazität in ccm pro 1 g Fe			Autor	Zahl der Versuche
	Minimum	Maximum	Mittel		
Hund	328	468	375	Bohr	22
Hund	378	429	388	Tobiesen	17
Ochs	301	391 [1])	351	Abrahamsen	32
Ochs	393,3	400	397,2	Peters	3
Schwein	284	401	341	Abrahamsen	5
Schwein	.	.	387	Peters	1
Schaf	383,1	385,7	384,4	,,	2
Pferd	379	426	411	Bohr	9
Kaninchen	.	.	389	„	1
Delphin	.	.	413	„	1
Katze	371	458	401	Bornstein und Müller	5
Katze	.	.	393,8	Peters	1

Vielfach wird unter O_2-Kapazität nicht die auf 1 g Fe, sondern die auf 1 oder 100 g (meist spektrophotometrisch bestimmten) Hämoglobins gebundene O_2-Menge verstanden. Plesch (47) fand bei drei Hunden die O_2-Kapazität pro 100 g Hämoglobin zu 117,3—130,5 ccm, bei zwei gesunden Menschen zu 130,7 bzw. 151,4 ccm.

Während Hüfner (27) auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Ergebnis gelangt war, daß Lichtextinktion, Gasbindungsvermögen und Eisengehalt des Blutfarbstoffs konstante Größen darstellen, und zwar sowohl für das Blut verschiedener Individuen wie verschiedener Tierarten, und daß 100 g Hämoglobin 134 ccm O_2 zu binden vermögen, würde also nach Bohr, Müller, Plesch u. a. die O_2-Kapazität variabel sein. Demgegenüber muß darauf hingewiesen werden, daß zur Zeit der Aufstellung dieser Theorie durch Bohr eine ganze Anzahl das O_2-Bindungsvermögen des Blutes beeinflussender Faktoren, wie CO_2-Gehalt u. a. (s. u.) noch nicht bekannt waren, die die Ungleichheiten der bei verschiedenen Blutgasanalysen gewonnenen Werte sehr wohl zu erklären vermögen. Tatsächlich hat neuerdings Butterfield (18) in anscheinend sehr sorgfältigen Untersuchungen die Kohlenoxydkapazität des Hämoglobins beim Menschen unter normalen und krankhaften Bedingungen, ebenso wie beim Rind nur innerhalb der Fehlergrenzen der Methodik schwanken sehen, und für 100 g zu 130—135 ccm gefunden, also Werte, die mit den von Hüfner angegebenen völlig übereinstimmen. Auch Masing und Siebeck (39, daselbst auch die neuere Literatur über diese Frage) haben die O_2-Kapazität des Blutes annähernd konstant gefunden (allerdings einen etwas niedrigeren Wert: maximale O_2-Kapazität = 119 ccm pro 100 g) und keinerlei Anhaltspunkte für die von Bohr supponierte Variabilität derselben erhalten. Das gleiche gilt auch für die ganz kürzlich von Peters (44) mitgeteilten, in der obigen Tabelle enthaltenen Werte der spezifischen O_2-Kapazität, die nur innerhalb der Fehlergrenzen variieren und daher gleichfalls überzeugend für eine Identität der O_2-Bindung im Hämoglobin der verschiedenen Tierarten sprechen. Es ist also kaum mehr zweifelhaft, daß alle die oben angeführten Verschiedenheiten der O_2-Kapazität lediglich durch die Ungleichheit der Versuchsbedingungen oder Mängel der Methodik vorgetäuscht sind.

2. Gasspannung.

Von großer biologischer Bedeutung ist der Vergleich des Sauerstoffgehaltes des Blutes mit der dazugehörigen Sauerstoffspannung,

1) einmal 450.

wie er in den sogenannten Dissoziationskurven zum Ausdruck kommt. Ueber die Dissoziationsspannung des Blutsauerstoffs sind bisher am Blute des Menschen, des Hundes, des Pferdes, des Rindes, der Katze und des Schweins Untersuchungen angestellt worden (vgl. Löwy, 36, p. 48), neuerdings von Barcroft und seinen Mitarbeitern auch an Schafsblut. Ein Vergleich der Versuchsergebnisse ist aber auch, abgesehen von der Verschiedenheit der Methodik, schon aus dem Grunde nicht ohne weiteres möglich, weil, wie die Untersuchungen von Bohr, Hasselbalch und Krogh (13) ergeben haben, die gleichzeitige Tension der Kohlensäure auf die Sauerstoffspannung von großem Einfluß ist, indem bei gleichem O_2-Druck das O_2-Bindungsvermögen des Blutes durch die Erhöhung der CO_2-Spannung herabgesetzt wird. Macht man die Annahme, daß dieser Einfluß bei den verschiedenen Blutarten der gleiche sei, und rechnet, soweit die vorliegenden Daten dazu ausreichen, die O_2-Spannungen auf gleiche CO_2-Spannungswerte um, so ergibt sich nach Löwy (36, p. 50), daß die Dissoziationskurven für Hunde- und Pferdeblut und auch für Menschenblut nahezu übereinstimmen, daß dagegen das Katzenblut nach den Untersuchungen von Bornstein und Müller (16) für den gleichen O_2-Druck eine geringere prozentische Sättigung zeigt. Die letzteren Autoren weisen in diesem Zusammenhange darauf hin, daß nach den Angaben verschiedener Forschungsreisender Katzen in Höhen, an welche sich der Mensch gut akklimatisiert (Anden), nicht aushalten. Nach Barcroft und Orbeli (5) dagegen würde bei 40 mm Hg CO_2-Spannung die Dissoziationskurve des Katzenblutes jener des Hundeblutes sehr nahekommen, aber merklich verschieden sein von der des Schafsblutes.

Die Annahme, daß die Wirkung der CO_2-Spannung auf die O_2-Spannung bei allen Blutarten die gleiche sei, ist übrigens nicht zutreffend, denn nach den Untersuchungen von Barcroft und Camis (3) ist die sauerstoff-austreibende Wirkung der Kohlensäure am Menschen- und am Schafblut besonders deutlich ausgeprägt. Die für den gleichen CO_2-Druck von diesen Autoren aufgestellten Dissoziationskurven des Menschen- und des Hundeblutes stimmen miteinander nicht überein. Barcroft und Camis haben die sehr bemerkenswerte Tatsache festgestellt, daß die Ursache hierfür lediglich in dem verschiedenen Salzgehalt der Blutkörperchen zu suchen ist, denn eine Hämoglobinlösung, die mit den Salzen der menschlichen roten Blutkörperchen bereitet war, hatte die gleiche Dissoziationskurve wie das Menschenblut, und die gleiche Hämoglobinlösung, mit den Salzen der Hundeblutkörperchen bereitet, zeigte die gleiche Dissoziationskurve wie das Hundeblut. Der Einfluß der Blutkörperchen auf die Dissoziationskurve, der sich in dem verschiedenen Verlauf der O_2-Spannungskurven des genuinen Blutes und einer Hämoglobinlösung kundtut, würde danach lediglich darauf beruhen, daß die Blutkörperchen verschiedene unorganische Salze enthalten, welche von denen des umgebenden Mediums abweichen. — Die Wirkung der CO_2-Spannung auf das O_2-Bindungsvermögen des Blutes macht sich nach Barcroft und King (4) um so stärker bemerkbar, je niedriger die Temperatur des Blutes ist, und könnte daher für die wechselwarmen Tiere vielleicht eine besondere Bedeutung gewinnen.

Von großer biologischer Bedeutung, auch im Hinblick auf die gleich zu erwähnenden Untersuchungen über die Größe der Gas-

spannung im zirkulierenden Blut ist die Beobachtung von Barcroft und Orbeli (5), daß außer der Kohlensäure auch noch andere Stoffwechselprodukte, vor allem die Milchsäure, das O_2-Bindungsvermögen des Blutes im gleichen Sinne zu beeinflussen und daher unter den Bedingungen des O_2-Mangels (Höhenluft, s. Barcroft, 2) vikariierend die Regulierung des O_2-Druckes im Blute (s. u.) zu besorgen vermögen. — Auch die Höhe der Körpertemperatur ist von Einfluß auf auf das O_2- und CO_2-Bindungsvermögen des Blutes (Caspari und Löwy, 19). Nach Mathison (40) und Oinuma (41) beeinflussen alle die genannten Faktoren (Temperatur, Kohlensäure, Milchsäure und $H^{\cdot}$-Konzentration überhaupt) nicht bloß die O_2-Kapazität, sondern auch die Geschwindigkeit der Oxydation und Reduktion des Blutes in einer für die Regulierung der Gewebsatmung vermutlich bedeutungsvollen Weise.

Bezüglich einer eingehenden Erörterung der O_2-Bindung im Blute muß im übrigen auf die Darstellungen von Bohr und Löwy verwiesen werden, desgleichen bezüglich der Bindung der Kohlensäure. Die über die letztere an Hunde-, Pferde-, Rinder- und Menschenblut angestellten Untersuchungen haben keine bemerkenswerten Unterschiede ergeben (vgl. Löwy, 36, p. 65).

Von großer Bedeutung für das Verständnis des Gasaustausches in den Lungen ist die Frage nach der Größe der Gasspannungen im Blute des lebenden Tieres. Die auf tonometrischem Wege meist an Hunden angestellten Versuche haben zu sehr divergenten Ergebnissen geführt, die wohl zum großen Teile in der Unzulänglichkeit der Methodik (s. u.) ihre Ursache finden dürften; bezüglich der Einzelheiten der Resultate, sowie der an ihnen geübten Kritik sei wieder auf die Darstellungen von Bohr und Löwy verwiesen. — Vergleichende Versuche an verschiedenen Tierarten haben bisher nur Haldane und Smith (26) auf indirektem Wege ausgeführt. Sie ließen die Versuchsobjekte Luftgemische von bekanntem Kohlenoxydgehalt einatmen, bestimmten nach einer für den Ausgleich der Gasspannungen als genügend betrachteten Zeit auf kolorimetrischem Wege den Kohlenoxydgehalt des Blutes und berechneten dann auf Grund von empirisch ermittelten Beziehungen zwischen CO-Gehalt und O_2-Spannung diese letztere.

Von einer Wiedergabe der auf diesem Wege erhaltenen, unerwartet hohen Werte des O_2-Drucks, die jenen der atmosphärischen Luft meist beträchtlich übertreffen (vgl. auch p. 231), kann um so mehr abgesehen werden, als sie durch die mit der gleichen Methodik angestellten neueren Untersuchungen von Haldane und Douglas selbst als unrichtig erwiesen wurden. Schon Löwy (36, p. 128) hatte gewichtige Einwände gegen die Haldanesche Methodik erhoben. Krogh (30) wies nach, daß die Beziehungen zwischen CO-Gehalt und O_2-Druck im Blute verschiedener Tierarten ganz verschiedene sind, und daher eine Uebertragung der mit einer Blutart angestellten Versuche auf andere, wie sie Haldanes Berechnungen zugrunde lag, unzulässig erscheint und zu unrichtigen Resultaten führt. Die Wiederholung der Versuche mit verbesserter Methodik und unter Vermeidung der gerügten Fehlerquellen führte dann Douglas und Haldane (21) in der Tat zu dem Ergebnis, daß bei Anwendung geringer CO-Mengen, welche keinerlei physiologische Störungen hervorrufen, der O_2-Druck im

Blute stets niedriger ist als in der Alveolarluft, daher durch einfache Diffusion völlig erklärbar erscheint. Wurde aber der CO-Gehalt der Einatmungsluft so hoch gewählt, daß das Hämoglobin zu mehr als 30 Proz. mit Kohlenoxyd gesättigt war, so wurde auch in diesen neuen Versuchen im Blute ein zum Teil sehr viel höherer O_2-Druck beobachtet als in der Einatmungsluft. Diese zuerst an Mäusen gewonnenen Versuchsergebnisse haben Douglas und Haldane (22) später auch am Menschen bestätigt und kommen so zu dem Schluß, daß unter normalen Bedingungen die Diffusion für den O_2-Transport ausreicht, daß aber bei unzureichender O_2-Versorgung eine sekretorische Tätigkeit des Lungenepithels eingreift.

Allein die immerwährenden Korrekturen, welche die mit dieser Methode gewonnenen Werte in der Hand ihrer Schöpfer selbst erfahren mußten, lassen kaum mehr einen Zweifel übrig, daß dieser Rückzug der Sekretionstheorie auf das pathologische Gebiet schließlich mit einer völligen Niederlage enden wird, so wie dies, wie wir gleich sehen werden, auch bei den direkten Bestimmungen der Gastension und des Gasdurchganges durch die Lungen der Fall war. Hier ist vor allem auf den von Barcroft und seinen Mitarbeitern entdeckten Einfluß hinzuweisen, den die bei O_2-Mangel im Blute auftretenden Stoffwechselprodukte auf das O_2-Bindungsvermögen des Blutes ausüben, und die für sich allein vielleicht schon ausreichen, um die von Douglas und Haldane unter solchen Bedingungen erhaltenen Werte in einer mit den Gesetzen der Diffusion vereinbaren Weise zu erklären.

Die Erfordernisse einer exakten tonometrischen Bestimmung der Blutgasspannung hat neuerdings Krogh (29) in mustergültiger Weise festgelegt und als erster die Aufmerksamkeit auf die von allen übrigen Autoren bis dahin unberücksichtigte Tatsache gelenkt, daß zur Erzielung ganz genauer Werte der Druck der mit dem Blute zum Ausgleich gelangenden Tonometerluft annähernd dem Gesamtdruck der im Blut gelösten Gase entsprechen muß. Nach diesen Prinzipien hat Krogh sein Mikrotonometer konstruiert, bei welchem ein kleines Luftbläschen mit dem zu untersuchenden Blute unter einem je nach Bedarf variablen Gesamtdruck mit dem strömenden Blute in Gasaustausch tritt, der wegen der Kleinheit der Gasmenge sehr rasch zu einem völligen Ausgleich der Gasspannungen führt. Sieht man ab, von einem mit dieser Methodik angestellten Versuche von Bohr (9), bei welchem die eine Lunge eines Hundes mit Luft von hohem CO_2-Gehalt (8 Proz.) durchlüftet wurde und trotzdem eine Abgabe von Kohlensäure in ihr feststellbar war, ein Resultat, das nach Krogh durch die in der Lunge selbst erfolgende CO_2-Bildung erklärbar wäre, so haben die von A. und M. Krogh (33) angestellten Untersuchungen, bei welchen an Kaninchen gleichzeitig die Zusammensetzung der Bifurkatur- oder der Alveolarluft und die Gasspannung im Blute gemessen wurde, ebenso wie die früher erörterten Versuche Kroghs an Schildkröten (vgl. p. 213) zu einer glänzenden Bestätigung der Diffusionstheorie geführt. Die CO_2-Tension des arteriellen Blutes (meist zwischen 2 und 4 Proz.) folgte genau der entsprechenden Alveolargasspannung, so daß sie wahrscheinlich niemals mehr als 0,1 Proz. höher ist als die letztere, vielleicht ihr völlig gleichkommt. Die Spannung des (nicht so rasch diffundierenden) Sauerstoffs im arteriellen Blute (meist 14—18 Proz.) war stets niedriger als in der

Alveolarluft; die Differenz betrug im allgemeinen 1—2, mitunter auch 3—4 Proz.

Gegenüber diesen mit einwandfreier Methodik durchgeführten Untersuchungen Kroghs verlieren alle abweichenden älteren, wie auch die auf unsicherem indirektem Wege gewonnenen Angaben ihren Wert. Auch Firket (23) ist neuerdings mit dem Kroghschen Mikrotonometer und dem Fredericqschen Aerotonometer zu ganz analogen Ergebnissen gekommen, deren Beweiskraft allerdings dadurch beeinträchtigt ist, daß keine gleichzeitigen Bestimmungen des alveolaren Gasdrucks erfolgten.

C. Der Gasdurchgang durch die Lungen.

Von nicht minder großer Bedeutung wie die Bestimmung der Gasspannung des Blutes ist für die Beantwortung der Frage nach den bei dem Gasaustausch in der Lunge wirksamen Kräften die Untersuchung der Gasmengen, welche durch die Lunge in der Zeiteinheit rein physikalisch hindurchzutreten vermögen. Löwy und Zuntz (38) kamen auf Grund ihrer früher erörterten Versuche über die Schnelligkeit der Gasdiffusion durch die Froschlunge (vgl. p. 206) zu dem Ergebnis, daß die einfache Diffusion für den Sauerstoff und noch mehr für die Kohlensäure vollkommen ausreichend sein müßte, um auch den stärksten Bedürfnissen des Organismus zu genügen. Gegenüber diesem von Löwy und Zuntz eingeschlagenen Wege (wie auch analogen Betrachtungen älterer Autoren) hat Bohr (11) wohl mit Recht eingewendet, daß er wegen der zahlreichen, nur schwer in Rechnung zu stellenden Faktoren unsicher ist, und hat statt dessen den Weg der direkten Bestimmung der Diffusionsgröße eingeschlagen. Da aus der bekannten Diffusionsgröße eines Gases jene der anderen sich annähernd berechnen läßt, so wählte Bohr als Ausgangspunkt die Diffusion des Kohlenoxyds, als eines Gases, an dessen Durchgang die Lunge wohl schwerlich aktiv beteiligt sein dürfte.

Vor Erörterung der mit dieser Methode gewonnenen Resultate muß eine Bemerkung vorausgeschickt werden: Man war bisher allgemein der Ansicht, daß mit der exakten Feststellung einer Blutsauerstoffspannung, die größer, und einer Kohlensäurespannung, die geringer ist als der entsprechende Gasdruck in der Alveolarluft, der sichere Nachweis einer aktiven Teilnahme der Lunge an der Gasbeförderung, also einer „Gassekretion“ erbracht wäre. Allein schon in einer seiner ersten Untersuchungen hat Bohr (8) selbst, der Begründer der Lehre von der Gassekretion, eine andere Möglichkeit angedeutet, nämlich die, daß solche Erscheinungen auch durch eine lokale Regulation der Gasspannungen im Blute erklärbar seien. Würde nämlich durch irgendwelche Einflüsse beim Durchgange des Blutes durch die Lungen vorübergehend die Sauerstoffspannung herabgesetzt, die Kohlensäurespannung erhöht, dann könnte offenbar durch einfache Diffusion eine Aufnahme von Sauerstoff und eine Abgabe von Kohlensäure auch dann noch erfolgen, wenn die an anderen Stellen des Körpers gemessene Gasspannung ein der Richtung der Diffusion entgegengesetztes Druckgefälle ergibt. — Diese Möglichkeit ist weiterhin weder von Bohr, noch von sonst jemand berücksichtigt worden, bis ganz neuerdings Bohr selbst wieder auf sie zurückgegriffen und sie eingehender in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen hat.

In seiner ersten, die Diffusion des Kohlenoxyds durch die menschliche Lunge behandelnden Mitteilung (11), die sich auf bereits vorliegende Versuche stützte, die Gréhant am Hunde und Haldane am Menschen angestellt hatte, kam Bohr zu der Schlußfolgerung, daß, wenn man der Lunge die Fähigkeit zuerkennt, die Tension der Kohlensäure beim Durchgang des Blutes durch sie zu erhöhen, die Diffusion allein ausreicht, um die Ausscheidung der Kohlensäure auch in den oben erwähnten tonometrischen Versuchen (vgl. p. 245) zu erklären, daß dagegen bei der Beförderung des Sauerstoffs unter ungünstigen Bedingungen, wie in der verdünnten Luft des Hochgebirges, eine direkte Beteiligung der Lunge, eine Gassekretion, erforderlich sei. Allein spätere von Bohr selbst (12) am Menschen angestellte Versuche lehrten, daß bei Verstärkung der Atmung, wie sie bei der Arbeitsleistung eintritt, die Diffusion durch die Lunge eine so bedeutende Vergrößerung erfährt, daß unter der Voraussetzung einer regulatorischen Herabsetzung der O_2-Spannung des Blutes bei dessen Durchgange durch die Lungen auch für die Aufnahme des Sauerstoffs die einfache Diffusion eine ausreichende Triebkraft darstelle. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen gleichzeitig und mit analoger Methodik, unabhängig von Bohr, A. und M. Krogh (32, 34), die den durch die einfache Diffusion bewirkten Austausch des Sauerstoffs wie der Kohlensäure auch ohne Annahme besonderer Regulationen ausreichend fanden, um auch den stärksten Anforderungen des Organismus zu genügen.

Da wir aber durch die Untersuchungen von Bohr und Barcroft und deren Mitarbeitern in der Kohlensäure und asphyktischen Stoffwechselprodukten eine Reihe von Faktoren kennen gelernt haben, welche den Gasaustausch in den Geweben durch Erhöhung des O_2-Druckes in höchst zweckmäßiger Weise zu regulieren vermögen, so scheint die Möglichkeit, daß regulatorische Einwirkungen ähnlicher Art auch umgekehrt die Gasspannung des durch die Lungen strömenden Blutes zu beeinflussen vermögen, keineswegs von der Hand zu weisen. Liegen doch schon Beobachtungen vor, nach welchen die Zunahme des O_2-Gehaltes des Blutes eine Erhöhung der CO_2-Spannung bewirkt, mithin deren Abgabe in den Lungen durch Erhöhung der Druckdifferenz erleichtert (Löwy, 36, p. 56; Bornstein und Müller, 16), und auch Krogh (31) hat auf die Möglichkeit hingewiesen, daß etwa in die Lunge gelangende O_2-absorbierende Stoffwechselprodukte die O_2-Spannung im Lungenblute herabsetzen und so die O_2-Aufnahme beschleunigen könnten.

Fügen wir schließlich noch hinzu, daß, wie für hohen CO_2-Gehalt der Einatmungsluft ja längst bekannt ist, und wie für den Sauerstoff bei Füllung der Lunge mit sehr O_2-armem oder O_2-freiem Gas bei der Schildkröte von Krogh (vgl. p. 213) und bei Säugetieren von Halberstadt (zit. Bohr, 10, p. 207) und neuerdings besonders von du Bois-Reymond (15) gezeigt wurde, beide Gase unter entsprechenden Bedingungen auch entgegen der normalen Richtung zu wandern vermögen, also eine Aufnahme von Kohlensäure und eine Abgabe von Sauerstoff durch die Lungen erfolgen kann, wenn dies den Gesetzen der Diffusion nach erforderlich erscheint, so dürfen wir wohl behaupten, daß der Annahme einer „Gassekretion" in der Lunge nunmehr jede Grundlage entzogen ist. — Wir werden im allgemeinen Teil hierauf noch zurückkommen.

Literatur.

Säugetiere.

1. ***Aeby, Chr.***, *Der Bronchialbaum des Menschen und der Säugetiere, Leipzig 1880, p. 90.*
2. ***Barcroft, J.***, *The effect of altitude on the dissociation curve of blood. Journ. of Physiol., Vol. 42 (1911), p. 44.*
3. *— and* ***Camis, M.***, *The dissociation curve of blood. Ebenda, Vol. 39 (1909), p. 118.*
4. *— and* ***King, W. O. R.***, *The effect of temperature on the dissociation curve of blood. Ebenda, p. 375.*
5. *— and* ***Orbeli, L.***, *The influence of lactic acid upon the dissociation curve of blood. Ebenda, Vol. 41 (1910/11), p. 355.*
6. ***Bert, P.***, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*
7. *— La pression barométrique, Paris 1870, p. 1030.*
8. ***Bohr, Chr.***, *Ueber die Lungenatmung. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 2 (1891), p. 236.*
9. *— Ueber die Ausscheidung der Kohlensäure in den Lungen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 367.*
10. *— Blutgase und respiratorischer Gaswechsel. Nagels Handb. d. Physiol., Bd. 1 (1905).*
11. *— Ueber die spezifische Tätigkeit der Lungen bei der respiratorischen Gasaufnahme etc. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 20 (1909), p. 221.*
12. *— Experimentelle Bestimmungen der Gasdiffusion durch die Lunge. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 243. — Ueber die Bestimmung des Gasdiffusion durch die Lunge und ihre Größe bei Ruhe und Arbeit. Ebenda, p. 374.*
13. *—* ***Hasselbalch*** *und* ***Krogh***, *Der Einfluß der Kohlensäurespannung auf die Sauerstoffaufnahme im Blut. Ctbl. f. Physiol., Bd. 17 (1904), p. 661. — Ueber einen in biologischer Beziehung wichtigen Einfluß, den die Kohlensäurespannung des Blutes auf dessen Sauerstoffbindung ausübt. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 16 (1904), p. 402.*
14. *— und* ***Henriques, V.***, *Comparaison des quotients respiratoires etc. Arch. d. Physiol., (5) T. 9 (1897), p. 819.*
15. ***du Bois-Reymond, R.***, *Ueber den Mechanismus des Gaswechsels in den Lungen. Ztbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 953; Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1910, p. 257.*
16. ***Bornstein, A.***, *und* ***Müller, Fr.***, *Untersuchungen über den genuinen Blutfarbstoff etc. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1907, p. 470.*
17. ***Buckmaster, G. A.***, *and* ***Gardner, J. A.***, *The gases of the arterial and venous blood of the cat. Journ. of Physiol., Vol. 41 (1910/11), p. 60.*
18. ***Butterfield, E. E.***, *Ueber die Lichtextinktion, das Gasbindungsvermögen und den Eisengehalt des menschlichen Blutfarbstoffs etc. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 62 (1909), p. 173.*
19. ***Caspari, W.***, *und* ***Loewy, A.***, *Ueber den Einfluß gesteigerter Körpertemperatur auf das Verhalten der Blutgase. Biochem. Ztschr., Bd. 27 (1910), p. 405.*
20. ***Douglas, C. G.***, *The oxygen capacity of the blood after haemorrhage. Journ. of Physiol., Vol. 39 (1910/11), p. 452.*
21. *— and* ***Haldane, J. S.***, *The causes of absorption of oxygen by the lungs. Proc. Roy. Soc. London (B), Vol. 82 (1910), p. 331. — Investigations by the carbon monoxide method on the oxygen tension of arterial blood. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 25 (1911), p. 169.*
22. *— — The causes of absorption of oxygen by the lungs in man. Proc. Roy. Soc. London (B), Vol. 84 (1911), p. 1.*
23. ***Firket, P.***, *Sur la tension des gaz du sang artériel et la théorie de la respiration pulmonaire. Arch. internat. Physiol., T. 9 (1910), p. 288.*
24. ***Geppert*** *und* ***Zuntz***, *Ueber die Regulation der Atmung. Pflügers Arch., Bd. 42 (1888), p. 189.*
25. ***Gerlach***, *Ueber das Hautatmen. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1851, p. 431.*
26. ***Haldane, J.***, *and* ***Smith, J. L.***, *The oxygen tension of arterial blood. Journ. of Physiol., Vol. 22 (1897/98), p. 231.*
27. ***Hüfner, G.***, *Neue Versuche zur Bestimmung der Sauerstoffkapazität des Blutfarbstoffes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1894, p. 130.*
28. ***Kölliker, A.***, *Zur Kenntnis des Baues der Lunge des Menschen. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F., Bd. 16 (1881), p. 1.*
29. ***Krogh, A.***, *Some new methods for the tonometric determination of gas-tensions in fluids. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 20 (1908), p. 259. — On mikro-analysis of gases. Ebenda, p. 279.*

30. **Krogh, A.**, *On the combination of haemoglobin with mixtures of oxygen and carbonic oxide. Ebenda, Bd. 23 (1910), p. 217.*
31. — *On the mechanism of the gas-exchange in the lungs. Ebenda, p. 248.*
32. — *und* **Krogh, M.**, *Versuche über die Diffusion von Kohlenoxyd durch die Lungen des Menschen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 351.*
33. — — *On the tensions of gases in the arterial blood. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 23 (1910), p. 179.*
34. — — *On the rate of diffusion of carbonic oxide into the lungs of man. Ebenda, p. 236.*
35. **Lehmann, F.**, **Hagemann, O.**, *und* **Zuntz, N.**, *Zur Kenntnis des Stoffwechsels beim Pferde. Landwirtsch. Jahrb., Bd. 23 (1894), p. 125.*
36. **Löwy, A.**, *Die Gase des Körpers und der Gaswechsel. Oppenheimers Handb. d. Biochem., Bd. 4 (1908), p. 10.*
37. — *und* **Schrötter, H. v.**, *Untersuchungen über die Blutzirkulation beim Menschen. Ztschr. f. exper. Pathol. u. Therap., Bd. 1 (auch als Monographie bei Hirschwald, Berlin 1905).*
38. — *und* **Zuntz, N.**, *Ueber den Mechanismus der Sauerstoffversorgung des Körpers. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1904, p. 166.*
39. **Masing, E.**, *und* **Siebeck, R.**, *Ueber das Hämoglobin in normalen und pathologischen Zuständen. II. Teil. Sauerstoffbindungsvermögen. Arch. f. klin. Med., Bd. 99 (1910).*
40. **Mathison, G. C.**, *The influence of acids upon the reduction of arterial blood. Journ. of Physiol., Vol. 43 (1911), p. 347.*
41. **Oinuma, S.**, *The relative rates of oxydation and reduction of blood. Ebenda, p. 364.*
42. **Oppel, A.**, *Atmungsapparat. Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat., Bd. 6, Jena 1905.*
43. **Pembrey, M. S.**, *Chemistry of respiration. Schaefers Textbook of Physiol., Vol. 1 (1898).*
44. **Peters, R. A.**, *Chemical nature of specific oxygen capacity in haemoglobin. Journ. of Physiol., Vol. 44 (1912), p. 131.*
45. **Pflüger, E.**, *Ueber die Ursache der Atembewegungen etc. Pflügers Arch., Bd. 1 (1868), p. 70.*
46. **Pick, K.**, *Zur feineren Anatomie der Lunge von Halicore dugong. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 73 (1907), Bd. 1, p. 245.*
47. **Plesch, J.**, *Hämodynamische Studien. Ztschr. f. exper. Pathol. u. Therap., Bd. 6 (1909), p. 380 (438).*
48. **Preyer, W.**, *Ueber die Bindung und Ausscheidung der Blutkohlensäure bei der Lungen- und Gewebeatmung. Sitz.-ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 49 (1864), 2. Abt., p. 27.*
49. **Pütter, A.**, *Aktive Oberfläche und Organfunktion. Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 12 (1911), p. 133 (206).*
50. **Regnault, V.**, *et* **Reiset, J.**, *Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. Ann. d. Chim. et d. Phys., (3) T. 26 (1849) p. 299.*
51. **Schöffer, A.**, *Ueber die Kohlensäure des Blutes und ihre Ausscheidung mittels der Lunge. Sitz.-ber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 41 (1860), p. 589.*
52. **Schulze, F. E.**, *Beiträge zur Anatomie der Säugetierlunge. Sitz.-ber. d. Preuß. Akad. d. Wiss., phys.-math. Kl., 1906, p. 225.*
53. — *Zur Anatomie der Cetaceenlunge. Ebenda, 1908, I, p. 586.*
54. **Sussdorf, M.**, *Die Atmung. Ellenbergers Handb. d. vergl. Histol. u. Physiol. d. Haussäugetiere, Bd. 2, Teil 1, p. 584, Berlin 1890.*
55. — *Größe und Beschaffenheit der respiratorischen Oberfläche der Lungen einiger Tiere. Verhandl. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte, 78. Vers., 1906, II. Teil, 2. Hälfte, p. 302.*
56. **Zuntz, N.**, *Physiologie der Blutgase und des respiratorischen Gaswechsels. Hermanns Handb., Bd. 4, 2. Hälfte, 1882.*
57. — *und* **Hagemann, O.**, *Untersuchungen über den Stoffwechsel des Pferdes. Landwirtsch. Jahrb., Bd. 27, Ergänz.-Bd. 3 (1908).*

Allgemeiner Teil.

A. Die Atmungsorgane und ihre funktionelle Entwicklung.

Wenn wir im folgenden zunächst versuchen, auf Grund des im speziellen Teile zusammengestellten Tatsachenmaterials einen Ueberblick über die Organe des Gasaustausches und ihre funktionelle Entwicklung zu geben, so muß ausdrücklich betont werden, daß diese Betrachtungen mit deszendenztheoretischen Erörterungen nichts zu tun haben. Man hat sich vom Standpunkt der Entwicklungslehre vielfach gewöhnt, eine fortschreitende Entwicklung der Organismen durch die ganze tierische Stufenleiter hindurch anzunehmen. Von einer solchen kann aber höchstens dann die Rede sein, wenn man die Organismen mit der Gesamtheit ihrer Funktionen ins Auge faßt. Berücksichtigt man aber eine einzelne Funktion, so muß die Annahme einer fortschreitenden Vervollkommnung mit der Deszendenz gänzlich in den Hintergrund treten gegenüber der Tatsache der Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen der einzelnen Organismen. Unter dem Ausdruck „funktionelle Entwicklung“ soll daher hier lediglich die Vervollkommnung der Funktion in ihrer Anpassung an ganz bestimmte Lebensbedingungen oder ihre allmähliche Anpassung an neue Lebensbedingungen verstanden werden, ohne jede Rücksicht auf das eigentliche Problem der Phylogenese.

1. Die Ausbildung dem Gasaustausch dienender Flächen.

Bezeichnet man als „Atmungsorgane“ besondere Strukturen, deren Ausbildung ausschließlich oder doch überwiegend dem Gasaustausch des Organismus zugute kommt, dann fehlen, wie wir gesehen haben, einem sehr großen Teile der wirbellosen Tiere solche Atmungsorgane gänzlich. Die gesamte Oberfläche des Körpers und vor allem im Dienste der Nahrungsaufnahme und der Lokomotion stehende Anhänge desselben besorgen den Gaswechsel. Dies ist überall dort möglich, wo zwei Bedingungen erfüllt sind: erstens, wo die Größe und die Gestalt des Organismus eine derartige ist, daß das Verhältnis zwischen Oberfläche und respirierender Masse nicht zu ungünstig wird, und zweitens, wo die Körperoberfläche in ihrer Gänze für Gase leicht permeabel ist.

Demgemäß beobachten wir ein Fehlen besonderer Atmungsorgane nicht bloß bei den Protozoen und Cölenteraten, sondern in allen Stämmen der Wirbellosen, auch bei Mollusken und Arthropoden, wo es sich um entsprechend kleine und zarte Formen handelt. Wenn eine dieser beiden Bedingungen nicht erfüllt ist, müssen besondere Einrichtungen zur Erleichterung des Gasaustausches, also Atmungsorgane, geschaffen werden.

Bei den pflanzlichen und tierischen Protisten kommt für den Gaswechsel mit dem respiratorischen Medium der Hauptsache nach nur die äußere Oberfläche des Organismus in Betracht. Mit der Ausbildung einer in das Innere des Körpers hineinragenden oder ihn durchziehenden Höhlung kommt zu der äußeren Oberfläche des Orga-

nismus noch eine innere hinzu, die, wenn für eine ausreichende Füllung mit dem respiratorischen Medium und für eine Erneuerung desselben Sorge getragen ist, gleichfalls dem Gasaustausche dienen kann, wie wir dies bei den Hohlraumsystemen der Pflanzen, sowie jenen der Spongien und zahlreicher Cölenteraten in augenfälliger Weise beobachten. „Hautatmung" und „Darmatmung" im weitesten Sinne des Wortes sind daher die ursprünglichsten Formen der tierischen Atmung, von denen sich alle übrigen herleiten lassen, da alle Atmungsorgane von einem dieser beiden Organsysteme ihren Ursprung nehmen.

Alle die Atmungsorgane charakterisierenden Einrichtungen zur Erleichterung des Gasaustausches lassen sich im wesentlichen auf drei Grundprinzipien zurückführen: 1) Es kann ohne eine besondere Aenderung der Struktur eine einfache Vergrößerung der respirierenden Oberfläche durch entsprechende Ein- oder Ausstülpungen erfolgen; 2) es kann ohne wesentliche Aenderung der Flächengröße die Struktur in der Weise verändert sein, daß der Austausch der Gase leichter vor sich gehen kann; und 3) es kann, ohne daß einer der unter 1) und 2) angeführten Faktoren in Wirksamkeit tritt, ein Teil des Körpers durch Mechanismen, welche für eine stetige Erneuerung des respiratorischen Mediums Sorge tragen, eine Bevorzugung im Sinne der Atmung erfahren.

Atmungsorgane des ersten Typus sind z. B. die einfachen Ausstülpungen, oft aber auch die komplizierten Kiemengebilde mancher Anneliden, die nach den Beobachtungen Bounhiols (vgl. p. 70) den Gasaustausch einfach nach Maßgabe der von ihnen repräsentierten Oberfläche besorgen, aber (entgegen der Anschauung dieses Autors) dennoch als Atmungsorgane zu bezeichnen sind, soweit es sich eben um Vergrößerungen der respiratorischen Oberfläche handelt, welche wesentlich zum Zwecke der Erleichterung des Gasaustausches ausgebildet erscheinen.

Bei den Atmungsorganen des zweiten Typus kann die Erleichterung des Gasverkehrs wieder auf zweifache Weise bewirkt sein, entweder durch Erhöhung der Permeabilität der Wandung, meist einfach durch ihre besondere Zartheit, oder durch reichliche Vaskularisation derselben, durch welche für eine rasche Ab- bzw. Zufuhr der Gase und damit für ein möglichst großes Druckgefälle Sorge getragen ist. Beispiele stellen etwa für die erste Form die Kiemenbläschen der Asteroiden, für die zweite die bei verschiedenen Würmern zu beobachtenden lokalen Gefäßnetze der Haut oder die Vaskularisation bestimmter Darmabschnitte bei durch Darmatmung ausgezeichneten Fischen dar.

Zum dritten Typus schließlich gehören bewimperte Flächen zahlreicher Wirbelloser sowie bei verschiedenen Tierklassen zu beobachtende Fälle von buccaler oder analer Darmatmung, bei denen ein Abschnitt des Verdauungskanals durch stete und im wesentlichen respiratorischen Zwecken dienende Aufnahme und Abgabe von Wasser auch als Respirationsorgan fungiert, ohne im übrigen dieser Funktion besonders angepaßt zu sein.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber finden wir alle drei Prinzipien vereinigt, und Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche, Zartheit der Wandung, reiche Vaskularisation und Einrichtungen für einen Wechsel des respiratorischen Mediums tragen vereint zur Ausbildung der Atmungsorgane bei.

Diese sind also im allgemeinen Ein- oder Ausstülpungen der äußeren oder inneren Oberfläche des Körpers. Von den einfachen halbkugeligen oder schlauchförmigen Kiemensäckchen zahlreicher Würmer oder Arthropoden bis zu dem komplizierten Balkenwerk mancher Muschelkiemen und den immer feiner sich verästelnden Büscheln der Octopodenkiemen, von den einfachen Lungensäcken der Perennibranchiaten bis zu dem Luftkapillarnetz der Vogellunge und den Alveolenbläschen der Säugetierlunge finden wir alle erdenklichen Uebergänge in der Entwicklung der respiratorischen Oberfläche bei Wasser- und Luftatmern. — Ob diese Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche durch Ein- oder durch Ausstülpungen bewirkt wird, ist für die Gaswanderung natürlich ohne Bedeutung, und es sind wohl rein äußerliche Momente maßgebend dafür, daß, worauf auch Hesse (4, p. 361) hingewiesen hat, bei der Luftatmung fast ausschließlich das erstere, bei der Wasseratmung überwiegend das zweite Prinzip befolgt ist. Einmal erscheint bei den in einem gleichmäßig nachgiebigen Medium lebenden Wassertieren ein besonderer Schutz der Atmungsorgane gegen äußere Einwirkung bei weitem nicht so wichtig wie bei den äußeren Schädlichkeiten viel mehr ausgesetzten Luftatmern, vor allem aber bedürfen die Atmungsorgane der letzteren eines besonderen Schutzes gegen zu starken Wasserverlust durch Verdunstung, der, da die atmenden Flächen ihre zarte Beschaffenheit und leichte Durchgängigkeit nicht einbüßen dürfen, gar nicht anders erzielt werden kann als durch ihre Lagerung in eine ständig mit Wasserdampf gesättigte Höhlung des Körpers. Schließlich ist offenbar auch die Entwicklung der Atmungsmechanik für die Art der Ausbildung der Atmungsorgane von Bedeutung.

Da, wie erwähnt, die Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche nur eines von den Mitteln zur Erleichterung des Gasaustausches darstellt, und dieser auch von der Schnelligkeit des Gasdurchtritts durch die Flächeneinheit und der Erneuerung des respiratorischen Mediums abhängt, so ergibt sich, daß die Größe der respiratorischen Oberfläche allein kein Maß der Leistungsfähigkeit des Atmungsapparates zu sein braucht. Tatsächlich haben wir gesehen, daß die respiratorische Oberfläche verschiedener Crustaceen mehrfach, jene mancher Lamellibranchier sicher vielfach größer sein muß als jene der Fische; trotzdem kann kein Zweifel bestehen, daß der Atmungsapparat der letzteren der weitaus vollkommenere, d. h. leistungsfähigere ist; seine Ueberlegenheit beruht aber im wesentlichen auf der besseren Atmungsmechanik, der reichen Blutversorgung und vor allem der Anwesenheit wirksamer respiratorischer Pigmente. In ähnlicher Weise haben wir gesehen, daß die Lunge der Vögel vermöge ihrer besonderen Struktur und vermutlich auch Atmungsmechanik trotz ihrer Kleinheit alle übrigen Luftatmungsorgane an Wirksamkeit zu übertreffen scheint. Die Vollkommenheit eines Atmungsorganes findet ihren Ausdruck lediglich in der Größe der Gasmenge, die es in der Zeiteinheit zu befördern vermag, eine Größe, die mit jener der respiratorischen Oberfläche durchaus nicht immer parallel zu gehen braucht.

2. Die Anpassung an ein neues respiratorisches Medium.

Von besonderem Interesse ist die Anpassung der Atmungsfunktion an ein neues respiratorisches Medium, die sich im allgemeinen als

ein Uebergang von der Wasser- zur Luftatmung darstellt, gelegentlich aber auch in dem umgekehrten Vorgange bestehen kann. Die vergleichende Untersuchung der Atmungserscheinungen lehrt, daß ein solcher Uebergang durchaus nicht immer so großen Schwierigkeiten begegnet, wie man bei bloßer Betrachtung der extremen Anpassungsformen leicht anzunehmen geneigt wäre.

Ein solcher Uebergang ist überall dort leicht möglich, wo die Atmung in überwiegendem Maße durch die Oberfläche des Körpers bewirkt wird oder wenigstens bewirkt werden kann. Unter diesen Bedingungen sind alle Wasseratmer zur Luftatmung ohne weiteres befähigt, sofern mit dem Aufenthalt in dem spezifisch leichteren Medium nicht eine weitgehende Veränderung der ganzen Körperform verbunden ist (z. B. Cölenteraten) und sofern für genügende Feuchtigkeit gesorgt und dadurch eine Veränderung der Körperbeschaffenheit durch Wasserverlust vermieden wird. Es ist daher leicht verständlich, wenn wir „Wechselatmer" vor allem an der Gezeitengrenze finden, wo der Wechsel des respiratorischen Mediums durch die Bewegung des Wassers selbst herbeigeführt wird und die Nähe des Wassers, sowie die stets wiederkehrende Befeuchtung einen Schutz vor Vertrocknung gewährt. Hier finden wir denn besonders unter den Gastropoden alle Uebergangsformen von Wasseratmern, die nur gelegentlich und für kurze Zeit am Trockenen verweilen, bis zu Luftatmern, die nur die höchsten Wellen der Sturmflut unter Wasser setzen. Aber auch die umgekehrte Aenderung der Atmungsweise kommt, wie wir gesehen haben, bei dieser Tierklasse gelegentlich vor. Manche Pulmonaten haben eine Rückanpassung an das Wasserleben erfahren, und auch die gewöhnlichen *Limnaea*- und *Planorbis*-Arten verzichten in reichdurchlüftetem Wasser auf die Luftatmung (vgl. p. 85). Ja selbst die in weitgehendem Maße bereits der Luftatmung angepaßten Amphibien können dank ihrer umfangreichen Hautatmung bei mäßiger Intensität des Stoffwechsels (kühle Temperatur) Wochen und Monate hindurch mit der Wasseratmung allein ihr Auslangen finden.

Wo dagegen eine starke Lokalisation der Atmung in einem strukturell dem betreffenden Medium angepaßten Organ erfolgt ist, ist ein unmittelbarer Uebergang von der einen zur anderen Atmungsform nicht mehr möglich. Die in ihrer Mechanik und Struktur auf Füllung mit Luft angewiesene Wirbeltierlunge vermag nirgends in den Dienst der Wasseratmung zu treten, und umgekehrt können die auf die freie Bewegung im Wasser angewiesenen Kiemen wegen der an der Luft eintretenden starken Verkleinerung der respiratorischen Oberfläche auch bei ausreichender Befeuchtung nur in höchst geringfügigem Maße eine Luftatmung vermitteln.

Hier kann ein Uebergang wohl nur im Verlaufe vieler Generationen erfolgen, und auch hier zeigt uns die vergleichende Beobachtung verschiedener Tierformen, in welcher Weise wir uns sein Zustandekommen denken können. Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß die Luftatmung bei vielen Formen nur im Falle der Not, d. h. bei Absinken des O_2-Gehaltes des Wassers unter eine gewisse Grenze, zur Beobachtung kommt. In augenfälliger Weise sind wir dieser „Notatmung" unter den Wirbellosen bei der analen Darmventilation der Holothurien und der Odonatenlarven begegnet. Aber auch die schon vorhin erwähnten Süßwasserpulmonaten, die je nach dem O_2-Gehalt des Wassers mehr oder minder häufig Luft aufnehmen

oder sich ausschließlich auf die Wasseratmung beschränken, bieten ein gutes Beispiel für die Herbeiziehung der Luftatmung als Unterstützung unzureichender Wasseratmung. Am allerdeutlichsten ist diese Erscheinung jedoch bei den Fischen, wo von der so außerordentlich verbreiteten buccalen Notatmung bis zur Ausbildung verschiedener Luftatmungsorgane eine fast lückenlose Reihe von Uebergangsstufen besteht. Die bei der Notatmung zunächst nur zur Ventilation des Atemwassers verwendete Luft wird in einzelnen Fällen geschluckt, und wird so, in innigem Kontakt mit der gefäßreichen Wandung des Darmkanals, selbst zum respiratorischen Medium, das entweder, dem normalen Wege aller Ingesta folgend, den ganzen Verdauungstraktus durchwandert oder auch wieder regurgitiert und durch Mund- und Kiemenöffnungen ausgestoßen wird. Besonders die vergleichenden Beobachtungen Babáks an Cobitiden (vgl. p. 149) haben die verschiedenen Uebergänge dargelegt, von solchen Formen, die nur im Falle der Not zur Mundhöhlenventilation oder zur Darmatmung ihre Zuflucht nehmen, zu solchen, die wie der gewöhnliche Schlammpeitzger selbst in gut durchlüftetem Wasser die Luftatmung nicht völlig unterlassen. Bei anderen unter ungünstigen Bedingungen der Wasseratmung (Schlammwasser, heiße Gegenden) lebenden Fischen haben sich von der Mundhöhle aus besondere akzessorische Luftatmungsorgane entwickelt, die von einfachen sackartigen Ausbuchtungen bis zu den blattreichen Labyrinthen der Kletterfische und den zierlichen Atmungsbäumchen mancher Siluroiden verschiedene Entwicklungsformen zeigen. Wieder einen besonderen Weg hat bei anderen Fischen der tropischen Gegenden die Entwicklung der Luftatmung eingeschlagen, indem ein sonst ausschließlich hydrostatischen Zwecken dienender Anhang des Darmkanals, die Schwimmblase, in ein Respirationsorgan umgewandelt wurde, in welchem durch Herstellung einer breiten Kommunikation mit der Mundhöhle die Möglichkeit eines Luftwechsels geschaffen und durch Ausbildung zahlreicher, die sonst glatten Wandungen überziehender gefäßreicher Trabekel eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche bewirkt wurde. Der funktionelle Uebergang von diesen Schwimmblasen der Locariiden und Ganoiden zu den Lungen der Dipnoer und Amphibien ist ein zu augenfälliger, als daß er weitere Ausführungen erforderte. Auch bei den luftatmenden Fischen lehrt die Beobachtung, daß es sich primär bloß um eine auxiliäre Luftatmung gehandelt hat, von der um so häufiger Gebrauch gemacht wird, je ungünstiger die Bedingungen der O_2-Aufnahme und je größer der O_2-Bedarf ist. Die mit der Komplikation der Lebenserscheinungen steigende Intensität des Stoffwechsels läßt die Luftatmung immer größere Bedeutung und schließlich die Alleinherrschaft gewinnen.

3. Die Entwicklung respiratorischer Farbstoffe.

Zum Schluß muß noch der Entwicklung eines Hilfsapparates der Atmung gedacht werden, der bei den höheren Formen eine überragende Bedeutung gewinnt, der Ausbildung respiratorischer Farbstoffe. Ihre erste Entstehung ist noch in völliges Dunkel gehüllt. Es sei als hypothetischer Anhaltspunkt hier nur nochmals die Möglichkeit eines funktionellen Ueberganges von assimilatorischen zu respiratorischen Pigmenten erwähnt, die in der Verwertung des durch die Assimilationstätigkeit frei werdenden Sauerstoffs bei der

Atmung, in den chemischen Beziehungen zwischen Chlorophyll und Hämoglobin und in der direkten Umwandlung des mit der Nahrung aufgenommenen Chlorophylls in mit dem Hämoglobin verwandte Substanzen (Pigment der Vanessen, vgl. p. 127) eine gewisse Grundlage findet.

Was nun die funktionelle Bedeutung dieser Pigmente anlangt, so muß hier zunächst die bemerkenswerte Tatsache hervorgehoben werden, daß wir Farbstoffen verschiedenster Art, vielfach auch solchen der Hämatinreihe, bei niederen Tieren in fixer Form vor allem im Integument begegnen. Es ist durchaus fraglich, ob diesen überhaupt irgendeine respiratorische Bedeutung zukommt, und sie nicht vielmehr lediglich die Rolle von „Pigmenten" im eigentlichen Sinne, d. h. Mitteln zur Absorption bestimmter Strahlengattungen, spielen. Aber auch Pigmente von unzweifelhaftem O_2-Bindungsvermögen, wie Hämoglobin und Hämerythrin, finden sich vielfach in fixer Form in verschiedenen Geweben (Zentralnervensystem, Muskeln, bei Würmern und Gastropoden) deponiert. Wie Barcroft und King (1) treffend hervorgehoben haben, ist die Funktion solcher fixer Ansammlungen offenbar noch völlig verschieden von jener der eigentlichen respiratorischen Pigmente der höheren Tiere. Es handelt sich hier anscheinend zunächst um Sauerstoffspeicher, welche vielleicht die Aufgabe haben, die besonders O_2-bedürftigen Gewebe im Falle der Not mit Sauerstoff zu versorgen. Ein weiterer Schritt in der funktionellen Entwicklung ist der, daß dieses Pigment, statt in fixer Bindung in den Geweben, in einer Körperflüssigkeit suspendiert auftritt und einen beweglichen und daher leichter verwertbaren O_2-Vorrat („floating store") darstellt (z. B. Sipunculiden, Glyceriden, Capitelliden), bis schließlich mit der Ausbildung der regulären Zirkulation einer mit einem solchen Pigment versehenen Körperflüssigkeit dieses erst die eigentliche Funktion eines respiratorischen Farbstoffes im Sinne jenes der höheren Tiere gewinnt, d. i. eines Transportmittels für größere Gasmengen, „eines bequemen Lastwagens von großer Kapazität" (Pflüger). Bei den Wirbellosen ist die letztere Funktionsweise eines respiratorischen Farbstoffes in exakter Weise bisher bloß für das Hämocyanin der Cephalopoden nachgewiesen (vgl. p. 87).

Die auffällige Regellosigkeit, mit der respiratorische Pigmente bei den Wirbellosen verstreut erscheinen, hat, wie früher erwähnt, verschiedene Forscher dazu angeregt, Beziehungen zwischen der Ausbildung dieser Farbstoffe und der Beschaffenheit des respiratorischen Mediums, sowie der Lebensweise zu suchen, indem ungünstige Bedingungen der O_2-Versorgung einerseits, besondere Intensität des Stoffwechsels andererseits eine Erklärung für ihr Auftreten geben sollten. Der Befund respiratorischer Farbstoffe in den als besonders O_2-bedürftig bekannten nervösen Zentren, das auffällig häufige Vorkommen von Hämoglobin bei schlammbewohnenden Würmern und in Sumpfwasser lebenden Mollusken, das Auftreten dieses Farbstoffes gerade bei den in stagnierenden Wässern lebenden Chironomidenlarven und Fehlen desselben bei den Oberflächenformen der gleichen Tierart (Miall, vgl. p. 127) sind unzweifelhaft gewichtige Argumente zugunsten dieser Anschauung, und auch die auf den ersten Augenblick befremdliche Verknüpfung der Anwesenheit respiratorischer Farbstoffe mit bedeutender Widerstandsfähigkeit gegen Asphyxie ist, wie schon früher erwähnt, kein Gegenbeweis, da die Ungunst der Verhältnisse

einerseits die Ausbildung einer solchen Resistenzfähigkeit erforderlich machen, andererseits aber den Besitz O_2-speichernder Farbstoffe besonders vorteilhaft erscheinen lassen konnte (s. u.). In vielen Fällen aber bleibt das vereinzelte Auftreten von solchen Farbstoffen bei unter ganz ähnlichen Verhältnissen lebenden Arten völlig dunkel.

Die Untersuchung des Gasbindungsvermögens der O_2-bindende Pigmente führenden Körperflüssigkeiten hat, wie wir gesehen haben, bei den Wirbellosen vielfach so geringe Werte ergeben, daß es fraglich erscheinen muß, ob mit einer solchen bescheidenen „O_2-Speicherung" die Funktion dieser Farbstoffe wirklich erschöpft ist, und ihnen nicht neben der „mechanischen" vielleicht noch eine „chemische" Funktion der O_2-Uebertragung obliegt. Es sei nur daran erinnert, daß Henze kürzlich die merkwürdige Tatsache entdeckt hat, daß das Blut der Ascidien, dessen O_2-Bindungsvermögen, wie erwähnt, das des Seewassers nicht übersteigt, ein Chromogen führt, das Vanadium, wahrscheinlich in Form von Vanadinsäure, enthält, einer Verbindung, die durch ihre O_2-übertragende Wirkung ausgezeichnet ist (vgl. p. 77). Aber es fehlt an einer experimentellen Unterlage, die eine Erörterung etwaiger Beziehungen zwischen „mechanischer" und „chemischer" O_2-Uebertragung zurzeit nutzbringend erscheinen lassen könnte.

B. Die beim Gasaustausch wirksamen Kräfte.

Wer unbefangenen Blickes den strukturellen Aufbau der Atmungsorgane im Zusammenhang mit ihrer funktionellen Entwicklung betrachtet, der muß auf Grund rein morphologischer Erwägungen zu der Schlußfolgerung gedrängt werden, daß die physikalischen Kräfte der Diffusion es sind, auf deren möglichste Ausnutzung der ganze Bauplan dieses Organsystems abzielt. Die Entfaltung einer möglichst großen Oberfläche, die Verdünnung der das äußere und das innere respiratorische Medium voneinander scheidenden Substanzschicht auf das denkbarste Maß weisen überzeugend darauf hin. Der Physiker, dem die Aufgabe gestellt würde, möglichst schnell die Sättigung einer strömenden Flüssigkeit mit einem freien oder in einer anderen Flüssigkeit enthaltenen Gas zu bewirken, könnte keine vollendetere Lösung dieser Aufgabe ersinnen, als sie in den höchstentwickelten Lungen und Kiemen verwirklicht ist. Nirgends ergibt sich ein morphologischer Anhaltspunkt für eine „sekretorische" Tätigkeit, nirgends zeigt das respiratorische Epithel die charakteristischen Eigenschaften sezernierender Zellen.

Wenn trotzdem die vergleichende Physiologie bis in die jüngste Zeit hinein eine der wichtigsten Stützen der Lehre war, welche das Eingreifen besonderer Zellkräfte beim respiratorischen Gasaustausch für unumgänglich hält, so hat dies seinen Grund darin, daß die für den Lungengaswechsel der höheren Tiere supponierte „Gassekretion" bei niederen Tieren in einzelnen Organsystemen tatsächlich und unzweifelhaft zu beobachten ist. Ja, die im speziellen Teil gesammelten Daten haben uns gelehrt, daß diese Erscheinung sogar viel allgemeiner verbreitet ist, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt.

Wir haben eine Gassekretion bei fast allen Tierstämmen angetroffen: bei pflanzlichen und tierischen Protisten, bei den Schwimmblasen der Siphonophoren und den schwimmblasenähnlichen Gebilden mancher Anneliden, bei den Luftkammern verschiedener Cephalopoden, bei der Gasfüllung des geschlossenen Tracheensystems der unter

Wasser lebenden Insektenlarven und vor allem bei der Schwimmblase der Fische. — Die genauere Untersuchung dieser Erscheinungen aber führt zu Ergebnissen, die nicht für, sondern auf das überzeugendste gegen die Beteiligung sekretorischer Vorgänge an dem respiratorischen Gasaustausch sprechen. Sehen wir ab von den noch durchaus ungeklärten Verhältnissen der Atmung durch ein geschlossenes Tracheensystem, so haben alle die aufgezählten Sekretionsvorgänge, vielleicht mit Ausnahme der Annelidengasblasen, die nach Eisig O_2-Reservoire darstellen würden (vgl. p. 69), mit der Atmung im allgemeinen überhaupt nichts zu tun, sondern stehen im Dienste hydrostatischer Funktionen. Ja, gerade das eingehende Studium des gewaltigsten und relativ am besten bekannten Sekretionsvorganges in der Fischschwimmblase zeigt, daß es sich hier augenscheinlich um Aufgaben handelt, die von jenen des respiratorischen Gaswechsels grundverschieden sind. In der Schwimmblase der Fische kann Gas bis zu einem Drucke von 100 und mehr Atmosphären komprimiert werden, aber zur Sekretion von einigen Kubikzentimetern sind viele Stunden erforderlich. Die erstaunliche Arbeit, die hier geleistet wird, um eine lokale Verdichtung von Gasen zustande zu bringen, wäre wegen ihrer Langsamkeit völlig unbrauchbar, einen respiratorischen Gaswechsel auch nur in bescheidenem Maße zu unterhalten. Die vergleichend-physiologische Betrachtung lehrt, daß ein sekretorischer Gastransport überall die Aufgabe hat, eine (meist hydrostatischen Zwecken dienende) Gasansammlung unter Wasser herbeizuführen (die, wie mehrfach erörtert, durch Diffusion überhaupt nicht zustande kommen könnte), nirgends aber eine schnelle Gaswanderung zu bewirken, wie die Atmungstätigkeit sie erfordert: eine solche kann anscheinend nicht durch die langsam wirkenden Zellkräfte, sondern nur auf rein physikalischem Wege erzielt werden.

Das vergleichende Studium des Gasaustausches führt in der Tat zu Ergebnissen, die zwingend auf das Walten reiner Diffusionskräfte hinweisen. Besonders die im nächsten Abschnitte noch im Zusammenhang zu erörternde Abhängigkeit des Gasaustausches von der Beschaffenheit des respiratorischen Mediums lehrt, daß Art und Umfang der Gaswanderung bei Pflanzen und Tieren aus den Gesetzen der Diffusion geradezu mathematisch ableitbar erscheint.

Andererseits haben wir gesehen, daß von den zahlreichen zum Beweise für eine sekretorische Tätigkeit der Lunge herangezogenen Argumenten keines einer ernsteren Kritik standzuhalten vermochte. Die Versuche, die auf indirektem Wege die Sekretionshypothese stützen sollten, sind auch einer anderen, mit der Diffusionstheorie vereinbaren Deutung zugänglich. Die direkte Untersuchung des Gasdrucks im strömenden Blute hat mit den besten uns bisher zur Verfügung stehenden Methoden eine völlige Uebereinstimmung mit den Erfordernissen der Diffusionstheorie ergeben. Die für zu gering erachtete Geschwindigkeit der Gasdiffusion durch die Lungen hat sich als völlig ausreichend erwiesen, um auch den stärksten Anforderungen des Organismus zu genügen. Ja, unter geeigneten experimentellen Bedingungen sehen wir die normale Richtung der Gaswanderung dem Zwange der Diffusionsgesetze folgend zum Schaden des Organismus sich umkehren und sehen die Lunge die lähmende Kohlensäure aufnehmen und den kostbaren Sauerstoff entweichen lassen.

In treffender Weise hat Krogh (5), früher selbst ein Anhänger

der Sekretionstheorie, eine weitere Reihe indirekter Gründe aufgezählt, die teils für die Diffusions-, teils gegen die Sekretionstheorie sprechen: Die überraschend feine Regulierung der Atmungstätigkeit durch den alveolaren Kohlensäuredruck, wie er in neuerer Zeit gerade durch Haldane und seine Mitarbeiter, die letzten Verfechter der Sekretionstheorie, aufgedeckt wurde, hat zur notwendigen Voraussetzung, daß der CO_2-Druck des die Zentren umspülenden Blutes allen Schwankungen des CO_2-Gehaltes der Alveolarluft getreu folgt, nicht aber durch irgendwelche sekretorische Tätigkeit der Lunge von diesem unabhängig erhalten wird. Andererseits hat der Organismus durch den Erwerb respiratorischer Farbstoffe von hoher O_2-Kapazität ein unendlich wirksameres Mittel zum Schutze der O_2-Versorgung erlangt, als es eine sekretorische Tätigkeit der Lunge darstellen würde. Da das Hämoglobin schon bei relativ niedrigem O_2-Drucke zu weitaus überwiegendem Teile mit Sauerstoff gesättigt ist, so könnte eine sekretorische Tätigkeit der Lunge den im Blute enthaltenen O_2-Vorrat nur um einen kleinen Bruchteil erhöhen, dessen Nutzen zu der bei der Sekretionstätigkeit aufgewendeten Energie in gar keinem Verhältnis stände, da seine in den ersten Augenblicken der Gewebsatmung erfolgende Aufzehrung die O_2-Spannung rasch wieder auf das gewöhnliche Maß herunterdrücken würde.

Die Untersuchungen Bohrs und Barcrofts und ihrer Mitarbeiter (vgl. p. 243 f.) haben uns überdies andere zweckmäßigere Regulationsmechanismen der O_2-Versorgung der Gewebe kennen gelehrt, nämlich die Abgabe von Stoffen, welche das O_2-Bindungsvermögen des Blutes zu vermindern und so seinen O_2-Druck zu steigern vermögen. Wenn beim Durchgange des Blutes durch die Gewebe die allmähliche Aufzehrung des O_2-Vorrates zu einem starken Sinken des O_2-Druckes und so zu einer Verminderung der Triebkraft zu führen droht, dann sorgt die Steigerung des CO_2-Gehaltes und — bei O_2-Mangel — die Aufnahme von „Erstickungsstoffen", wie Milchsäure, regulatorisch für eine Erleichterung und Beschleunigung der O_2-Abgabe. Es ist, wie erwähnt, sehr möglich, daß Regulationsvorrichtungen ähnlicher Art, aber in umgekehrtem Sinne wirkend, im Lungenblute die CO_2-Spannung vorübergehend erhöhen und jene des Sauerstoffs herabsetzen; derartige Mechanismen würden, wie Bohr selbst in seiner letzten Arbeit ausgeführt hat (vgl. p. 247) eine Erklärung der Gaswanderung durch einfache Diffusionskräfte sogar dann ermöglichen, wenn die an anderer Stelle des Körpers im Blute gemessenen Gasdrucke einer solchen Annahme zu widersprechen scheinen. Damit aber ist der Sekretionstheorie von ihrem eigenen Begründer die letzte Stütze entzogen worden, und es ist *keinerlei Veranlassung mehr gegeben, für die Erhaltung des Gasaustausches nach anderen Kräften zu suchen als den rein physikalischen der Diffusion.*

C. Der Einfluss der Atmungsbedingungen auf Art und Umfang des Gasaustausches.

1. Luft- und Wasseratmung.

Im allgemeinen ist man wohl geneigt, die Luftatmung als einen Fortschritt gegenüber der Wasseratmung anzusehen und die Luft *in jeder Hinsicht* als das geeignetere respiratorische Medium auf-

zufassen. Eine eingehendere Betrachtung lehrt, daß dies nur in bedingtem Maße der Fall ist.

Die Eignung eines Mediums für respiratorische Zwecke hängt im wesentlichen von drei Momenten ab: 1) von der Größe des in ihm herrschenden Gasdrucks, der, wie wir gesehen haben, die unmittelbare und ausschließliche Triebkraft der respiratorischen Gaswanderung darstellt; 2) von dem Gasgehalt, der zum Gasdruck in enger Beziehung steht; und 3) von der außer von dem Gasgehalt auch noch von der besonderen Beschaffenheit des respiratorischen Mediums abhängigen Geschwindigkeit, mit der die durch den Gaswechsel selbst bedingten Störungen der Gaswanderung auftreten, bzw. — sei es durch Diffusion der einzelnen Gase, sei es durch Massenströmung des ganzen Mediums infolge besonderer Atembewegungen — wieder ausgeglichen werden können. Alle diese Bedingungen sind, wie wir in der Einleitung ausführlich dargelegt haben, in Luft und Wasser für den Sauerstoff und für die Kohlensäure zum Teil ganz verschieden.

Was zunächst den Sauerstoff anlangt, so liegt die Ueberlegenheit der Luft als respiratorischen Mediums gegenüber dem Wasser wohl auf der Hand.

Sehen wir ab von den exzeptionellen Fällen, wo infolge reichlicher assimilatorischer Tätigkeit grüner Pflanzen oder etwa dadurch, daß bei niedriger Temperatur, im Gebirge, mit Luft gesättigtes Wasser in wärmere Gegenden gelangt, eine O_2-Uebersättigung des Wassers eintritt, so können wir sagen, daß der O_2-Druck des Wassers nur unter den günstigsten Bedingungen dem der Luft gleichkommt. Dies ist in den rasch fließenden Landwässern und in den oberen Schichten des offenen Meeres der Fall. In der Tiefe des letzteren dagegen und in den stagnierenden Landgewässern bleibt der O_2-Druck dauernd oder zeitweise zum Teil sogar beträchtlich hinter jenem der Luft zurück. — Von fast noch größerer Bedeutung aber ist der geringe absolute Gehalt des Wassers an Sauerstoff, der selbst in luftgesättigtem Wasser nur etwa den 30. Teil desjenigen eines gleichen Luftvolumens beträgt (ca. 210 ccm O_2 in 1 l Luft, gegen ca. 7 ccm O_2 in 1 l luftgesättigtem Wasser von mittlerer Temperatur), so daß ein gleich großer O_2-Verbrauch den O_2-Druck im Wasser 30mal so stark herabsetzt wie in einem Luftraum von gleicher Größe. Hierzu kommt schließlich noch, daß auch der Ausgleich der durch den Gaswechsel bedingten Veränderungen in der Zusammensetzung des respiratorischen Mediums nicht so rasch ausgeglichen werden kann, weil die Diffusion des Sauerstoffs im Wasser nur sehr langsam erfolgt, und weil auch die vollkommenste Atmungsmechanik das schwer bewegliche Wasser nicht so rasch zu erneuern vermag wie die Luft.

Vielfach, so auch neuerdings bei HESSE (4, p. 356), begegnet man der Ansicht, daß das Verhältnis des im Wasser gelösten Sauerstoffs zu dem im Wasser gelösten Stickstoff von Bedeutung für die Atmung sei, und daß der Umstand, daß der O_2-Gehalt der im Wasser gelösten Luft rund 35 Proz. beträgt statt 21 wie in der Luft, eine Erleichterung des Gasaustausches bedinge (vgl. die Anmerkungen auf p. 2 u. p. 3). Diese Anschauung beruht auf einer Unklarheit der physikalischen Vorstellungen. Maßgebend für die Atmung ist nur der Sauerstoffgehalt des Wassers. Ob und in welchem Verhältnis nebenbei noch andere Gase im Wasser gelöst sind, ist vollkommen bedeutungslos. Bei unverändertem Absorptionskoeffizienten für Sauerstoff könnte jener für Stickstoff um das Vielfache größer oder kleiner sein und damit das Verhältnis von O : N eine Verschiebung in dem einen oder dem anderen Sinne erfahren, auf den Gasaustausch hätte dies nicht den geringsten Einfluß.

Ganz anders als für den Sauerstoff aber liegen die Verhältnisse für die Kohlensäure; nicht bloß weil ihre Diffusionsgeschwindigkeit im Wasser jene des Sauerstoffs um das Vielfache übertrifft, sondern weil ihre große Löslichkeit bewirkt, daß selbst in salzfreiem Wasser die durch Aenderungen des CO_2-Gehaltes bewirkten Druckänderungen annähernd die gleichen sind wie in der Luft (da der Absorptionskoeffizient bei mittlerer Temperatur etwa gleich 1 ist). Hierzu kommt aber als ausschlaggebendes Moment der schon in der Einleitung nachdrücklich hervorgehobene Umstand, daß die meisten natürlichen Wässer eine mehr oder minder große „Alkalinität" besitzen (vgl. p. 11), die nicht bloß den CO_2-Druck unter gewöhnlichen Bedingungen fast auf Null erhält, sondern auch bewirkt, daß gewaltige Aenderungen des CO_2-Gehaltes nur winzige Steigerungen des CO_2-Druckes nach sich ziehen. So kehrt sich hier das Verhältnis für die durch die Atmung bedingten Druckänderungen in Luft und Wasser geradezu um. Wenn $^1/_{30}$ des O_2-Verbrauches genügt, um in einem Wasserquantum den O_2-Druck um den gleichen Betrag herabzusetzen wie in der gleichen Luftmenge, so kann, wie wir gesehen haben (vgl. p. 15), in Wasser von bestimmter Alkalinität umgekehrt eine 20mal so große CO_2-Abgabe erforderlich sein, um den CO_2-Druck um den gleichen Betrag zu steigern wie in der Luft.

Auf den ersten Blick könnte es scheinen, als müßte dieser Vorteil, den das Wasser als respiratorisches Medium hinsichtlich der CO_2-Abgabe vor der Luft voraus hat, in der Natur völlig bedeutungslos bleiben, weil die leichte Beweglichkeit der Luft einen so schnellen Ausgleich der Druckänderungen herbeiführen muß, daß dieser keinen für den Atmungsprozeß irgendwie in Betracht kommenden Wert erreichen kann. Dies ist für die freie Luft der Umgebung tatsächlich der Fall. Berücksichtigt man aber die besonderen bei den Organismen vorliegenden Verhältnisse, so ergibt sich sogleich, daß bei der überwiegenden Mehrzahl der Luftatmer der Gasaustausch primär gar nicht mit der freien Luft erfolgt, sondern mit einem in Atemhöhlen eingeschlossenen Luftraum, dessen Zusammensetzung daher für den Gasaustausch des Organismus unmittelbar maßgebend sein muß. Diese Zusammensetzung wird von der Intensität der Ventilation und des Gaswechsels abhängen, von jener der freien Luft aber immer etwas abweichen; tatsächlich wissen wir, daß die Luft in den Tracheen der Insekten, im Darm der durch dieses Organ Luft atmenden Fische, in den Lungen der höheren Tiere sich von der Außenluft in mehr oder minder weitgehendem Maße durch einen geringeren O_2- und höheren CO_2-Gehalt unterscheidet. Während aber die Verminderung des O_2-Druckes prozentisch nur einen geringen Bruchteil beträgt und daher, besonders bei den mit respiratorischen Farbstoffen versehenen Organismen, nur von geringer Bedeutung ist, muß das Ansteigen des CO_2-Druckes für die CO_2-Abgabe ein beträchtliches Hindernis darstellen. So erklärt sich, wie früher erwähnt, die so auffällige Tatsache, daß beim Frosch die CO_2-Ausscheidung im Gegensatz zu der O_2-Aufnahme überwiegend durch die Haut erfolgt, zum großen Teil einfach dadurch, daß sie in der Lunge gegen einen, wenn auch nicht sehr hohen, CO_2-Druck erfolgen muß, während der CO_2-Druck in der Umgebung der Haut nur den minimalen Wert der freien Luft besitzt.

Noch viel auffälliger muß diese Erscheinung aber werden, wenn mit der Luftatmung in einem solchen abgeschlossenen Hohlraum gleich-

zeitig eine Wasseratmung an anderer Stelle des Körpers einhergeht. Dann werden die eben erörterten Verhältnisse bewirken, daß der CO_2-Druck im Wasser dauernd auf einem sehr niedrigen Wert erhalten wird, während er in dem der Luftatmung dienenden Hohlraum rasch die Höhe des CO_2-Druckes im Blute erreicht. So läßt sich schon a priori erwarten, daß überall dort, wo gleichzeitig eine Luft- und Wasseratmung besteht, die O_2-Aufnahme, für welche ja die Bedingungen in der Luft viel günstiger sind, in überwiegendem Maße aus dieser, die CO_2-Abgabe dagegen an das Wasser erfolgen wird. Diese theoretische Schlußfolgerung wird, wie wir gesehen haben, durch die vergleichenden Beobachtungen vollkommen bestätigt, die somit, wie schon betont, gleichzeitig auf das überzeugendste dartun, daß die Erscheinungen des Gasaustausches ausschließlich den Gesetzen der Diffusion gehorchen.

Die verschiedenen über die Darmatmung des Schlammpeitzgers angestellten Untersuchungen haben übereinstimmend zu dem Resultate geführt, daß der Sauerstoff größtenteils von der in den Darm aufgenommenen Luft bezogen, die Kohlensäure aber fast gänzlich durch die Kiemen und die Haut an das Wasser abgegeben wird. Zu einem ganz analogen Ergebnis führten die Untersuchungen über die Schwimmblasenatmung der Ganoiden, über die gleichzeitige Luft- und Wasseratmung von Amphibien und Reptilien. Am alleraugenfälligsten aber haben die schönen Beobachtungen von Devaux (vgl. p. 34 f.) über die Atmung massiver Pflanzengewebe dargetan, wie je nach dem Aufenthalt in Luft oder Wasser die „innere Atmosphäre“ in ihrer Zusammensetzung und in ihrem Gesamtdruck oft innerhalb weniger Minuten eine vollkommene Umänderung erfahren kann, die ihre Erklärung in der Begünstigung der O_2-Aufnahme und Erschwerung der CO_2-Abgabe an der Luft und der Umkehrung dieser Verhältnisse im Wasser findet.

So ergibt sich also, daß die Luft für die O_2-Aufnahme, das Wasser für die CO_2-Abgabe das vorteilhaftere respiratorische Medium darstellt. Diese Tatsache erklärt weiter, warum, soweit bisher bekannt, der CO_2-Druck im Blute der Wassertiere (vielleicht mit Ausnahme der Schlammbewohner) nur äußerst niedrig ist, und läßt auch den geringen CO_2-Gehalt ihres Blutes verständlich erscheinen, indem die Leichtigkeit der CO_2-Abgabe einen Transport größerer CO_2-Mengen überflüssig macht.

Die Rolle der Alkalinität des Wassers hat bei den höheren Tieren zum Teil die „Alkalinität“ oder richtiger das CO_2-Bindungsvermögen des Blutes übernommen. Wie durch die Entwicklung der respiratorischen Farbstoffe eine wunderbar zweckmäßige Einrichtung geschaffen ist, welche bei dem stetig abnehmenden O_2-Gehalt des durch die Gewebe fließenden Blutes deren O_2-Versorgung auf nur wenig sich ändernder Höhe erhält, so bewirkt in ganz analoger Weise das große CO_2-Bindungsvermögen des Blutes, daß bei stetig ansteigendem CO_2-Gehalt der CO_2-Druck des Blutes und damit die CO_2-Entlastung der Gewebe innerhalb weiter Grenzen fast konstant bleiben kann. So kommt den für die Gesamtentwicklung der Atmungsfunktion die durch die Luftatmung bewirkte Verschlechterung der Bedingungen der CO_2-Abgabe gegenüber der außerordentlichen Verbesserung der Bedingungen der O_2-Aufnahme gar nicht in Betracht.

Wie wir den Uebergang von der Wasser- zur Luftatmung sich vielfach in innigem Zusammenhang mit einer Verschlechterung des respiratorischen Mediums, genauer gesprochen mit einer Erschwerung

der O_2-Aufnahme in einem unzulänglich durchlüfteten Wasser sich vollziehen sehen (vgl. p. 254), so ist weiterhin die günstige O_2-Versorgung durch die Luftatmung die unumgängliche Voraussetzung einer höheren Lebenstätigkeit. Denn diese ist geknüpft an einen regen Ablauf der Stoffwechselvorgänge, der seinerseits wieder eine hohe, von den Schwankungen der Umgebung unabhängige Eigentemperatur des Organismus zur Voraussetzung hat. Die hierzu benötigten Oxydationsprozesse erfordern wieder eine Schnelligkeit der O_2-Versorgung, wie sie aus den vorhin erörterten Gründen im Wasser auch unter den günstigsten Bedingungen nicht möglich ist. So ist der Entwicklung des Organismus durch die Wasseratmung eine Grenze gezogen, die ohne Aenderung des respiratorischen Mediums nicht überschritten werden kann. Es gibt keine wasseratmenden Warmblüter und es kann keine geben. Auch jene Warmblüter, die in ihrer ganzen Lebensweise und ihrem äußeren Körperbau sich so vollständig dem Wasserleben angepaßt haben, daß sie den Wasseratmern täuschend ähneln, haben dies in einem Punkte nicht zu tun vermocht: sie sind Luftatmer geblieben.

2. Die Größe der Atmungsflächen und die Intensität des Stoffwechsels.

Zum Schlusse sei noch mit einigen Worten eines Problemes gedacht, das der Hauptsache nach in das Gebiet des allgemeinen Stoffwechsels übergreift und daher dort seine ausführliche Darstellung finden dürfte, der Frage nach dem Einfluß nämlich, den die physikalischen Bedingungen des Gasaustausches auf seine absolute Größe ausüben. Diese physikalischen Bedingungen sind gegeben durch die Gasmenge, die in der Zeiteinheit durch die respiratorische Oberfläche hindurchzutreten vermag. Diese Gasmenge wird im wesentlichen von zwei Faktoren abhängen: von der Beschaffenheit, insbesondere von der Größe der respiratorischen Oberfläche und von der Größe des Gasdruckes im respiratorischen Medium. Die Frage nach dem Einfluß, den der Gasdruck, und zwar — da, wie erwähnt, die Bedeutung der CO_2-Entlastung des Organismus gegenüber jener der O_2-Versorgung ganz in den Hintergrund tritt — der O_2-Druck der Umgebung auf die Größe des Gaswechsels ausübt, ist seit langem Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen; der zweiten Frage nach dem Einfluß der respiratorischen Oberfläche auf die Intensität des Stoffumsatzes hat besonders neuerdings PÜTTER (6, 7) seine Aufmerksamkeit zugewendet. Es liegt wohl auf der Hand, daß das beiden Fragestellungen zugrunde liegende Problem im Prinzip das gleiche ist.

Es ist seit langem bekannt, daß die Größe des Gaswechsels keineswegs proportional dem Körpergewicht, sondern in viel geringerem Maße anwächst. Die allgemeine Erörterung dieser Verhältnisse gehört nicht in das Bereich dieser Abhandlung. Hier sei nur erwähnt, daß schon BOUNHIOL (2) diese von ihm auch bei Würmern beobachtete Tatsache mit der O_2-Versorgung in Zusammenhang zu bringen suchte, indem er den größeren Gaswechsel der kleineren Tiere auf die reichlichere O_2-Zufuhr durch die relativ größere Körperoberfläche zurückführte. Diese Annahme fand er unterstützt durch die interessante Feststellung, daß die mit einem besser entwickelten Gefäßsystem versehenen Formen, vor allem aber jene, welche respiratorische Farbstoffe in ihrem Blute enthalten, einen größeren Gaswechsel aufweisen.

In ähnlicher Weise will PÜTTER bei höheren Tieren eine Beziehung zwischen der Intensität des Gaswechsels und der Größe der Atmungsfläche herstellen, indem er an der Hand eines äußerst dürftigen Datenmaterials eine Proportionalität zwischen beiden zu erweisen sucht. Sehen wir selbst davon ab, daß eine genauere Proportionalität höchstens mit der Leistungsfähigkeit des Atmungsapparates zu erwarten wäre, und nicht mit der Größe der Atmungsfläche, die, wie oben dargelegt (vgl. p. 252) und wie auch aus BOUNHIOLS Versuchen ersichtlich, ja nur einen und keineswegs immer den ausschlaggebenden Faktor derselben darstellt, so würde der Nachweis einer solchen an sich gar nicht besonders verwunderlichen Proportionalität zwischen der Ausbildung eines Organs und dem Umfange seiner Funktion noch durchaus nicht zu der Schlußfolgerung berechtigen, daß die erstere nun das Maßgebende für die Größe des Gaswechsels darstellen müsse, geschweige denn gar die kühne Behauptung PÜTTERS rechtfertigen, daß bei den Homoiothermen „die große Entwicklung der Lungenfläche den intensiven Stoffumsatz bedingt, der die Tiere auf höhere Temperatur wie ihre Umgebung bringt“ (!! 6, p. 208).

Hier kann nur das Experiment entscheiden. Die Größe der respiratorischen Oberfläche können wir nun freilich nicht variieren; da aber, wie erwähnt, in Wahrheit nicht diese, sondern die Leistungsfähigkeit des Atmungsapparates oder, präziser ausgedrückt, die Menge des in der Zeiteinheit durch die Atmungsfläche beförderten Sauerstoffs das Maßgebende ist, so ist ohne weiteres ersichtlich, daß alle Versuche über den Einfluß der Größe des O_2-Druckes auf die Intensität des Gaswechsels gleichzeitig eine experimentelle Bearbeitung der vorliegenden Frage darstellen; denn es muß offenbar für die Stoffwechselvorgänge ganz gleichgültig sein, ob die Steigerung der O_2-Zufuhr zu den Zellen durch eine Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche oder durch eine Erhöhung des O_2-Druckes der Umgebung herbeigeführt wird. Es ist hier nicht der Ort, die zahlreichen hierüber angestellten Untersuchungen zu erörtern. Es genügt, darauf hinzuweisen, daß bei den Wirbeltieren alle Versuche übereinstimmend die weitgehende Unabhängigkeit der Intensität des Stoffwechsels von der O_2-Zufuhr erwiesen haben, so daß es keineswegs möglich ist, durch eine noch so große Steigerung des O_2-Druckes einen Frosch in einen Warmblüter zu verwandeln, wie dies nach PÜTTERS obigem Ausspruch zu erwarten wäre.

PÜTTER selbst hat an anderer Stelle (7, p. 170) sehr treffend auseinandergesetzt, daß eine Abhängigkeit des O_2-Verbrauchs von der O_2-Zufuhr nur dort möglich ist, wo die intracellularen Umsetzungen rascher ablaufen als der O_2-Transport zu den Resorptionsflächen, wo also „die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs (sollte richtiger heißen die Geschwindigkeit der O_2-Zufuhr) als langsamster Prozeß die maximale Geschwindigkeit des Gesamtumsatzes reguliert“. — Sicher ist dies bei unzureichender O_2-Versorgung, also bei Absinken des O_2-Druckes unter eine gewisse Grenze, überall der Fall. Bei der überwältigenden Mehrheit der Organismen aber ist, wie eben die Unabhängigkeit des Gaswechsels von der O_2-Zufuhr dokumentiert, unter normalen Lebensbedingungen der andere Typus realisiert, bei dem „die Geschwindigkeit des intracellularen Umsatzes . . . als langsamster Vorgang den Gesamtumsatz reguliert“. Unter diesen Bedingungen hat die Herstellung einer Beziehung zwischen der In-

tensität des Gaswechsels und der Größe der Atmungsfläche offenbar gar keinen Sinn.

Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse sind die widersprechenden Resultate, zu denen die Untersuchungen über den Einfluß des O_2-Druckes auf niedere Tiere führten, einer klaren und einheitlichen Deutung zugänglich, wie Henze (3) an der Hand zielbewußter Experimente überzeugend dargetan hat. Ueberall dort, wo sei es durch die Zartheit der Körperwand (wie bei *Pelagia noctiluca* oder *Carmarina hastata* oder bei frei flottierenden Eiern von *Strongylocentrotus*), sei es durch Ausbildung differenzierter Atmungsorgane (wie bei *Carcinus maenas, Scyllarus latus, Aplysia limacina, Eledone moschata*) für eine ausreichende O_2-Zufuhr zu allen Teilen des Körpers gesorgt ist, erweist sich nach Henzes Versuchen der O_2-Verbrauch von einer Steigerung des O_2-Gehaltes des Wassers unabhängig; überall dort dagegen, wo infolge der Dicke der von dem Sauerstoff zu durchwandernden Gewebsschicht (wie bei *Actinia equina* und *Anemonia sulcata* oder bei in größerer Schicht am Boden liegenden Seeigeleiern) die O_2-Versorgung eine unzulängliche ist, so daß offenbar die im Innern liegenden Zellen genötigt sind, zum Teil anoxybiotisch zu leben, ruft die Steigerung des O_2-Druckes der Umgebung naturgemäß eine Steigerung der Oxydationsprozesse und damit des O_2-Verbrauchs hervor.

Wo also infolge der Ungunst der Verhältnisse die O_2-Versorgung normalerweise eine unzureichende ist, d. h. die Zufuhr von Sauerstoff hinter der Produktion oxydabler Substanzen zurückbleibt, dort wird in der Tat die Leistungsfähigkeit des Atmungsapparates die Größe des Gaswechsels bestimmen. Bei den schlammbewohnenden Würmern mag dies vielfach der Fall sein, und so kann auch die Deutung, die Bounhiol seinen Versuchen gegeben hat, tatsächlich zutreffen. Dies erklärt auch die schon mehrfach betonte merkwürdige Verquickung von weitgehender Befähigung zu Anoxybiose (auf die ein Teil der Gewebe schon normalerweise angewiesen ist) mit Ausbildung respiratorischer Farbstoffe, wie sie gerade bei den Würmern so häufig anzutreffen ist. Bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Organismen aber ist die O_2-Zufuhr größer als der Bedarf, sodaß der Organismus innerhalb weiter Grenzen von der Größe der O_2-Zufuhr unabhängig ist; hier reguliert die Zelle ihren O_2-Verbrauch selbst (Pflüger). Nicht die große Entwicklung der Atmungsflächen „bedingt" die Intensität des Stoffwechsels der höheren Tiere, sondern beide haben sich gemeinsam entwickelt in dem harmonischen Zusammenwirken, das alle Teile des Organismus auszeichnet.

Literatur.

Allgemeiner Teil.

1. **Barcroft, J.**, and **King, W. O. R.**, *The effect of temperature on the dissociation curve of blood. Journ. of Physiol., Vol. 39 (1909), p. 375.*
2. **Bounhiol, J.**, *Recherches biologiques expérimentales sur la respiration des Annélides Polychètes. Ann. Sc. nat. Zool., T. 16 (1902), p. 1.*
3. **Henze, M.**, *Ueber den Einfluß des Sauerstoffdrucks auf den Gaswechsel einiger Meerestiere. Biochem. Ztschr., Bd. 26 (1910), p. 255.*
4. **Hesse, R.**, *Der Tierkörper als selbständiger Organismus, in Hesse und Doflein, Tierbau und Tierleben, Bd. 1, Leipzig u. Berlin 1910.*
5. **Krogh, A.**, *On the mechanism of the gas-exchange in the lungs. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 23 (1910), p. 248.*
6. **Pütter, A.**, *Aktive Oberfläche und Organfunktion. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 12 (1911), p. 133.*
7. — *Vergleichende Physiologie, Jena, Fischer, 1911.*

Die Mechanik und Innervation der Atmung.

Von **Edward Babák**, Prag.

I. Protozoa.

Bei den Protozoen, deren einzelliger Leib gewöhnlich klein ist, so daß die verhältnismäßig große Oberfläche einen genügenden Gasaustausch mit dem umgebenden Medium verrichtet, sind keine speziellen Respirationsorgane entwickelt (s. auch Winterstein, 31); auch die im Innern des Körpers liegenden Teile können durch Diffusion sowie auch durch Protoplasmaströmungen ausreichend mit Sauerstoff versorgt werden; die Kohlensäure entweicht um so leichter in das äußere Medium. Nicht nur durch Diffusion durch die Körperoberfläche, sondern auch in dem mit den Nahrungspartikeln zugleich aufgenommenen Wasser wird der Sauerstoff in den Körper eingeführt. Bei der Fortbewegung, besonders bei den durch differenzierte Geißel- und Flimmerorgane vollführten Lokomotionen wird das äußere Medium gewechselt; daß diese fadenförmigen Organe auch durch ihre außerordentliche Oberflächenentwicklung den Gasaustausch fördern, liegt auf der Hand. (Jennings, 14, p. 279, berichtet über rhythmische Kontraktionen der festgehefteten Vorticellen sogar wenn kein Anzeichen eines äußeren Reizes besteht.)

Man könnte vielleicht auch in einigen durch künstlich hergestellten Sauerstoffmangel hervorgerufenen Aenderungen der Bewegungen (Pseudopodienbildung der Rhizopoden, Schnelligkeit der Lokomotion der Ciliaten usw.) gewisse Beziehungen zu den Gaswechselverhältnissen auffinden, wenn man die vor dem Eintritt der Lähmungssymptome zustande kommenden (Reizungs-?)Erscheinungen eingehender untersuchen würde. (Nach Clarks (4) Untersuchungen über die Cilienbewegung bei niedrigem Sauerstoffdrucke würde allerdings rasche Einstellung der Flimmerung oder Geißelbewegung resultieren, ohne Reizungsstadium.) S. auch Verworn (29).

In dieser Hinsicht könnte man vielleicht besonders den sogenannten kontraktilen Vakuolen (pulsierenden Vakuolen, Systoletten [Haeckel]) eine Aufmerksamkeit widmen. Diese Organe sind in diesem Handbuche in dem Abschnitt über Exkretion von Burian (2) ausführlich behandelt worden, so daß wir uns aus-

schließlich auf die Erörterung ihrer wahrscheinlichen Respirationsbedeutung beschränken.

Nachdem Burian die bisherigen Untersuchungen über das Vorkommen der kontraktilen oder pulsierenden Vakuolen und über den Mechanismus des Vakuolenspieles angeführt hatte, kommt er zu dem Schlusse, daß diese Einrichtungen in erster Linie als Regulatoren des Wassergehaltes resp. des osmotischen Druckes der nackten einzelligen Süßwasserorganismen aufzufassen sind; die osmotische Wirksamkeit der Exkretstoffe wird bei diesen Organismen ausgenützt, um den Körper vor dem beständig in den Körper eindringenden Wasserstrom zu schützen, indem die Stoffwechselprodukte an eine bestimmte Stelle des Endoplasmas hingeführt werden, wohin dann das Wasser angezogen wird: der Flüssigkeitstropfen wächst so lange, bis die dünne nach außen liegende Protoplasmalamelle einreißt und der Vakuoleninhalt in das äußere Medium entleert wird; sofern die kontraktile Vakuole auch feste Exkretkörner löst und aus dem Körper entfernt, ist sie also als echtes „Emunktorium" tätig. Dem Vakuolenspiel liegt wahrscheinlich nicht die rhythmische Tätigkeit eines aktiv kontraktilen Protoplasmas zugrunde, sondern die dünne, den Vakuoleninhalt vom Außenmedium trennende Protoplasmaschicht (oder Verschlußlamelle des Porus, wo dieser vorkommt) zerreißt infolge des von der gefüllten Vakuole ausgeübten Druckes (Bütschli)[1]. — S. auch Prowazek (22).

Hartog (11) macht die wichtige Angabe, daß „in the holophytic fresh-water Protista, as well as the Algae and Fungi, a contractile vacuole is present in the young naked stage (zoospore), but disappears as soon as an elastic cell-wall is formed to counterbalance by its tension the internal osmotic pressure".

Außerdem aber besitzt die kontraktile Vakuole höchst wahrscheinlich eine respiratorische Bedeutung, und zwar in zweifacher Hinsicht. Zuerst entfernt sie aus dem Körper die Kohlensäure zugleich mit den übrigen Stoffwechselprodukten (Lang, 16, p. 156 nennt sie deshalb sogar „das Organell der Ausatmung", s. auch Deegener 4a). Daß aber die Kohlensäure allein, obwohl sie starke osmotische Wirksamkeit besitzt, das Zustandekommen des Vakuolenspieles nicht bedingt, können wir schon Maupas' (18) Hinweise entnehmen, demzufolge die chlorophyllhaltigen Schwärmsporen, bei denen die sich entwickelnde Kohlensäure sogleich wieder im Lichte zur Bildung von Kohlehydraten verwendet wird, ebenfalls kontraktile Vakuolen aufweisen; und bei den Phytoflagellaten kommen sogar zwei pul-

1) Obwohl diese Anschauung über die physikalisch-chemische Entstehungs- und Entleerungsweise der kontraktilen Vakuolen mancherlei für sich hat, glaube ich doch nicht, daß man damit für alle Fälle ausreichen wird; die kugelförmige pulsierende Vakuole selbst könnte man vielleicht noch gleichsam nur als Flüssigkeitstropfen ansehen, welcher durch wasserzuziehende Wirksamkeit der Exkretkörner und oft ganz deutlich durch Zusammenfließen von kleineren, verschieden großen Bildungsvakuolen gebildet wird, aber es bestehen in manchen Fällen gewisse mehr oder minder gesetzmäßige strukturelle, morphologische Bedingungen für die Vakuolenbildung: man findet ihre Lage bei einer und derselben Tierart außerordentlich konstant; außerdem pflegen die zuführenden Kanäle, die Bildungsvakuolen usw. in ihrer Umgebung ganz genau in ihrer Lage, Größe etc. determiniert zu sein, wie so viele morphologische Arbeiten anführen. Auch Bütschli (3) gibt wenigstens für die bestimmt lokalisierten kontraktilen Vakuolen zu, daß man sie als bleibende Organelle ansprechen kann. — An absterbenden Balantidien u. a. habe ich oft gesehen, daß die sonst regelmäßig rund geformten Vakuolen allmählich unregelmäßige Konturen erhalten, je nachdem, aus wie vielen und wie großen Bildungsvakuolen sie entstanden sind; die Vakuole wurde schließlich ungemein groß und platzte nicht, obwohl sie nur durch eine äußerst dünne Schicht von der Umgebung getrennt war, so daß man den Eindruck hatte, daß die Ursache dieses Verhaltens in der Lähmung der kontraktilen Wände liegt.

sierende Vakuolen in der Mehrzahl der Fälle vor (LANG, 16, p. 157). Immerhin aber ist SCHÜTTS (27, 28) Angabe bemerkenswert, daß das eigenartige Vakuolensystem der Peridineen (Dinoflagellaten) kein typisches Pulsieren, sondern nur gewisse Formveränderungen zeigt, indem es anwächst oder sich verkleinert. Es wären gewiß systematische vergleichende Untersuchungen über das Vakuolenspiel von pflanzlichen und tierischen Organismen wünschenswert; besonders lohnend wäre vielleicht auch die Beobachtung z. B. von gewöhnlichen und chlorophyllhaltigen Vorticellen etc.

An zweiter Stelle ermöglicht die zeitweise erfolgende Entleerung der Vakuole nach außen einen beständigen Wasserstrom aus dem äußeren Medium in das Körperinnere, wodurch der Sauerstoff dem Protoplasma zugeführt wird: dies ist also eine indirekte respiratorische Bedeutung der kontraktilen Vakuole. Daß diese Tätigkeit keineswegs gering ist, läßt sich aus MAUPAS (18, p. 647) Berechnungen entnehmen; eine dem Körpervolumen gleiche Wassermenge soll bei verschiedenen Protozoen in 2 (*Uronema nigricans*) bis 46 Minuten (*Paramaecium aurelia*) ausgeschieden werden. HARTOG (12, p. 14) bemerkt, daß die Größe der kontraktilen Vakuole bisweilen ein Drittel des Körperdurchmessers erreicht und daß dann bei der Kontraktion $^{1}/_{27}$ des Körpervolumens nach außen entleert wird.

Für vorwiegend exkretorische Tätigkeit der pulsierenden Vakuolen führt HARTOG (11) und neuerdings zusammenfassend BURIAN (2) an, daß bei den marinen Formen selten, bei den endoparasitischen Sporozoen überhaupt keine solchen Organelle vorkommen, da infolge der annähernden Isotonie des äußeren Mediums und des Körpers keine Ueberschwemmung des letzteren mit Wasser droht. Die bei wenigen marinen Protozoen befindlichen Vakuolen weisen nebstdem eine bei weitem kleinere Frequenz der Entleerungen auf.

ZUELZER (32) hat *Amoeba verrucosa* allmählich an Meerwasserlösungen steigender Konzentration gewöhnt, und gesehen, daß die Größe und Pulsationsfrequenz der Vakuole abgenommen hat, bis endlich die Vakuole verschwunden ist (etwa nach 20—34 Tagen). Man findet aber auch abweichende Angaben, z. B. bei MASSART (17), der bei *Polytoma uvella*, *Glaucoma scintillans*, *Vorticella nebulifera* und *Chilodon cucullulus* ähnlich wie KLEBS nach Ueberführung in eine konzentrierte Flüssigkeit sich eine kontraktile Vakuole bilden oder diese stärker pulsieren sah. HARTOG macht auf das Schwinden der kontraktilen Vakuole bei der Bildung der Cyste oder Cellulosewand aufmerksam.

Man könnte vielleicht die Befunde an Meeresprotozoen auch mit den Respirationsverhältnissen in Beziehung bringen. Der Sauerstoffgehalt des Meerwassers unterliegt zwar auch unter sonst gleichen Umständen merklichen Schwankungen (z. B. nach PÜTTER, 25, p. 327 an derselben Stelle zu gleicher Tageszeit an verschiedenen Tagen bis um 34 Proz.), aber im ganzen ist derselbe wohl weit konstanter als im Süßwasser (z. B. im Plönersee schwankt er nach VOIGT [30] um mehr als 500 Proz. usw.) besonders in der vertikalen Richtung. Man könnte also bei den Süßwasserprotozoen eher irgendwelche regulatorische Gaswechselvorrichtungen erwarten als bei den marinen Formen, und diese besonders in den kontraktilen Vakuolen erblicken.

Was die parasitischen Protozoen betrifft, so leben die Sporozoen meistens wohl in gut mit Sauerstoff versorgten Zellen ihrer Wirte. Von den im Darminhalte lebenden Protozoen aber besitzen die Opalinen nach Metcalf (19) eine schlauchförmige Vakuole am hinteren Körperende, welche hier und da sich partiell nach außen entleert; ist dieselbe nicht als eine echte pulsierende Vakuole anzusehen, so finden wir bei manchen anderen unter völlig gleichen Verhältnissen wie *Opalina* lebenden Protozoen, z. B. *Balantidium* sogar mehrere pulsierende Vakuolen (Delage-Hérouard, 6, p. 460), bei *Nyctotherus cordiformis* eine usw. Man dürfte aber diese sämtlichen im Dickdarme saprophytisch lebenden Protozoen für gering sauerstoffbedürftig erklären: man kann dafürhalten, daß ihre Stoffwechselprozesse größtenteils anoxybiotisch verlaufen; tatsächlich gibt Pütter (24) an, daß *Opalina* imstande ist, ohne Beihilfe freien Sauerstoffs sich die Energie des Eiweisses nutzbar zu machen und ohne Sauerstoff bis 20 Tage zu leben; fast ebenso resistent gegen den Sauerstoffmangel ist auch *Balantidium*; und *Nyctotherus* hat in anaërob faulenden Eiweißlösungen sogar über 50 Tage gelebt (Pütter, 24); auf der anderen Seite sind besonders die Opalinen (23) gegen höhere Sauerstoffspannungen sehr empfindlich, so daß sie im Uhrschälchen der atmosphärischen Luft ausgesetzt bald geschädigt werden. Daß die pulsierenden Vakuolen dieser Protozoen kaum respiratorische Bedeutung besitzen werden, ist ersichtlich; was aber die rein exkretorische Bedeutung derselben betrifft, so fällt es auf, daß die verhältnismäßig großen Körper der Opalinen, obwohl bei den Spaltungsprozessen der anaëroben Lebensführung eine weit größere Menge von Zersetzungsprodukten entsteht als bei der Aërobiose, mit keinen eigentlichen pulsierenden Vakuolen ausgerüstet sind.

Unsere Kenntnisse der Lebensweise der Protozoen (s. zusammengefaßte Angaben bei Prowazek, 22) sind eben bisher viel zu ungenügend, daß wir die Funktionen der kontraktilen Vakuolen richtig angeben könnten. Man müßte erst systematische Untersuchungen an Protozoen ohne solche, auf der anderen Seite aber an Protozoen mit höchstentwickelten und lebhaft pulsierenden Vakuolen anstellen; auch die Intensität der Stoffwechselprozesse und der Lebensäußerungen (z. B. Beweglichkeit), die Größe des Körpers usw. müßte berücksichtigt werden: es würde dann nicht nur ihre Bedeutung für die Exkretion, wofür Burians (2) Abhandlung viele Belege zusammengetragen hat, sondern auch für die Zirkulation des Körpersaftes (s. auch Burians Literaturbelege) und die Respiration beleuchtet. Durch speziell eingerichtete Versuche könnte man die respiratorische Tätigkeit der kontraktilen Vakuolen prüfen in der Hinsicht, ob ihr Rhythmus irgendwelche Aehlichkeit hat mit den rhythmisch erfolgenden Atembewegungen der höheren Tiere: sind die pulsierenden Vakuolen als Regulatoren der Kohlensäureausfuhr oder Sauerstoffzufuhr tätig, so würde sich ihre Frequenz durch künstlich erzielte Aenderungen des Kohlensäure- oder Sauerstoffinhaltes des äußeren, und dadurch auch des inneren Mediums zweckmäßig beeinflussen lassen; allerdings aber darf man aus den negativen Ergebnissen nicht die Berechtigung ziehen, überhaupt ihre respiratorische Bedeutung zu leugnen, sondern nur schließen, daß hier kein den respiratorischen Regulatoren der höheren Tiere analoger Mechanismus vorliegt (übrigens kommen auch bei den Wirbeltieren Atemmechanismen vor, die nicht entsprechend den Schwan-

kungen des Sauerstoff- oder Kohlensäuregehaltes ihre Tätigkeit regulieren, s. den allgemeinen Teil dieser Abhandlung).

Aehnliche Versuche hat PÜTTER bei seinen Untersuchungen über die Erstickungserscheinungen bei *Paramaecium* durchgeführt, aber da seine Arbeit andere Ziele verfolgte, gibt er nur allgemein an, daß die Systoletten der Paramäcien, die in genügender Wassermenge anaërob gehalten werden, im Laufe des ersten Tages munter weiter schlagen; in hängenden Tropfen dagegen wird ihre Tätigkeit außerordentlich rasch verlangsamt, was als eine Wirkung der in der geringen Wassermenge des Tropfens sich häufenden Stoffwechselprodukte anzusehen ist. (Es ist hinzuzufügen, daß das *Paramaecium* je nach seinen Ernährungsbedingungen einige Stunden, aber selbst auch 10 Tage ohne Sauerstoff leben kann.) Ueber *Spirostomum ambiguum* (welches zwischen 2—48 Stunden anaërob leben kann, sonst aber sein Sauerstoffoptimum etwa bei 50—60 mm Hg besitzt und gegen höhere Sauerstoffspannungen sehr empfindlich ist) berichtet PÜTTER, daß bei der Erstickung die Entleerungsfrequenz der Systolette stark verlangsamt wird: man sieht oft schon 1—2 Minuten nach Beginn des Versuches, daß die Systolette sowohl wie ihr Zuführungskanal dilatiert werden und in letzterem Vakuolen auftreten als Zeichen der Ueberfüllung und Lähmung. — (KHAINSKY, 15, hat neuerdings durch Sauerstoff bei den Paramäcien nach einer vorübergehend erhöhten Beweglichkeit fast völlige Bewegungslosigkeit und endlich Platzen hervorgebracht; es lassen sich aus seiner Arbeit keine uns interessierenden Symptome entnehmen.)

In ROSSBACHS (26) Arbeit lassen sich besonders die Versuche (43) verwerten, wo noch vor der Wasserstoffzuleitung die Zahl der Vakuolenkontraktionen bei Luftzutritt festgestellt worden war: bei *Stylonychia pustulata* betrug die Zeit zwischen zwei Pulsationen 6 Sekunden; nach einer Minute der Wasserstoffzuleitung auch 6, nach 2 Minuten 7, 16 Minuten 7; dann erschienen unaufhörliche Drehbewegungen des Tieres, ohne Möglichkeit, die Pulsationen zu zählen; nach 30 Minuten 9, 35 Minuten 9, 40 Minuten 8 (die Temperatur ist dabei um 4° C gestiegen). Sonst gibt ROSSBACH im allgemeinen an, daß im Sauerstoffmangel die rhythmische Tätigkeit der Vakuolen verlangsamt und endlich gelähmt, durch Sauerstoffzufuhr oft wieder zur Norm hergestellt werden kann. Die Kohlensäure bedingte in keinem Mischungsverhältnisse (mit Sauerstoff) eine Beschleunigung der Vakuolentätigkeit, sondern immer nur Verlangsamung, während die Wimper- und allgemeinen Körperbewegungen (wie überhaupt bei schwachem Säurezusatz) zuerst lebhafter waren. — Nach CLARK (4) wird durch niedrigen Sauerstoffdruck bei den Flagellaten (*Chlamydomonas*, *Euglena*) unter anscheinendem Schwund der kontraktilen Vakuole Einstellung der Bewegung herbeigeführt.

DEGEN (5) fand bei Sauerstoffdurchleitung in feuchter Gaskammer nach 10 Minuten merkliche Beschleunigung des Vakuolenrhythmus bei *Glaucoma colpidium*, wonach allmähliche Annäherung an den Normalpuls erfolgte (die Tiere waren noch nach 3 Tagen in der Sauerstoffatmosphäre normal). Von Wasserstoff berichtet er, daß die Tiere darin in 4—5 Stunden sterben; die Dilatation und Retardation treten als Absterbezeichen hervor — solange die Tiere nicht abzusterben beginnen, besitzen sie durchaus normale Vakuolen und ebensolchen Puls. In der Kohlensäureatmosphäre

sterben die Infusorien nach 2—2½ Stunden; die Vakuole wird schon nach wenigen Minuten dilatiert, besitzt aber anfänglich eine verhältnismäßig große Pulsfrequenz. Der Autor legt Gewicht auf die Reinigung der angewendeten Gase und leitet von diesem Umstande her, daß ROSSBACHS Ciliaten im Wasserstoffstrom schon in einer Stunde, im Kohlensäurestrom sogar in wenigen Minuten abstarben — DEGEN gibt seine Durchschnittszahlen aus Beobachtungen verschiedener Individuen an, während ROSSBACH das Verhalten eines und desselben Tieres verfolgt hatte.

HARTOG (12, p. 143) macht nur gelegentlich die Bemerkung, daß „by inducing partial asphyxia (e. g. by not renewing the limited supply of air dissolved in the drop of water on the slide under the coverglass) the action of the vacuole is slackened".

Aus der Fülle der Literatur könnte man noch mancherlei Stützen für die respiratorische (und zirkulatorische) Auffassung der kontraktilen Vakuole sammeln, was allerdings in der vorliegenden Abhandlung erschöpfend nicht durchgeführt werden kann.

So hat z. B. PROWAZEK (21) bei einer kleinen Amöbe aus sehr konzentriertem Seewasser mit Deutlichkeit gesehen, daß die durch das Ektoplasma so weit nach außen hervorgetretene Vakuole, daß sie nur durch einen kurzen Stiel mit dem Körper verbunden war, sich nach innen entleerte: sie hat wohl eine durch die dünne Rindenschicht mit Sauerstoff bereicherte Flüssigkeit enthalten (s. auch HEIM, 13). PENARD (20) gibt für *Amoeba proteus* und *Amoeba verrucosa* an, daß der Inhalt der Vakuole wieder in das Plasma überzugehen scheint. Nach GROSSE-ALLERMANN (10) schien bei *Amoeba terricola* während der Kontraktion der Vakuole durch die Spitzen der entstehenden sternförmigen Figur ein Teil des Inhalts in das Protoplasma sich zu entleeren. Bei den Suctorien soll die Aspiration bei ganz passivem Verhalten des Rüssels durch die ganze Dauer der Diastolenphase bestehen (EISMOND, 7), so daß ihr Saugen mit der Füllung der kontraktilen Vakuole in Zusammenhang steht; man könnte die Füllung derselben bei anderen Protozoen mit Einsaugung des umgebenden Mediums in Beziehung bringen.

DE BRUYNE hat die Tätigkeit der kontraktilen Vakuole bei einem encystierten unbekannten Protozoon verfolgt (es ist bemerkenswert, daß also auch bei der Encystation die kontraktile Vakuole sich erhalten kann, s. dagegen HARTOG); nach der Systole wird ein T-förmiger Kanal gebildet, der sich allmählich in kleinere Vakuolen auflöst, bis zur Grenze des Wahrnehmbaren: in denselben soll der Gasaustausch mit der Oberfläche stattfinden; die Vakuole baut sich dann aus denselbeen wieder auf; es handelt sich um keinen exkretorischen, sondern respiratorischen (und überhaupt nutritorischen) Vorgang.

Aus den pharmakologischen Untersuchungen läßt sich schwer über die Atemtätigkeit schließen, obgleich man durch geeignete Versuche mancherlei Interessantes eruieren könnte (so glauben z. B. GIEMSA und PROWAZEK [9] aus ihren Beobachtungen über die Wirkung von salzsaurem Chinin auf *Colpidium colpoda* schließen zu dürfen, daß die Atmung verlangsamt wird; sie konstatieren eine Verlangsamung des Vakuolenspieles).

Nach ENTZ (8) finden sich bei den Eugleniden und Chloropeltiden immer zwei Vakuolen, von denen die mit dem inneren Ende des Schlundes verbundene das durch denselben einströmende Wasser durch unvollständige Kontraktionen in das Körperplasma — als „Schlingvakuole" — drücken soll, während die andere, „kontraktile Vakuole", ebenfalls nahe am Schlunde gelegen, zur Entleerung von Flüssigkeit aus dem Körper nach außen dient.

Ueber die Sauerstoffgewinnung vermittelst der gelben und grünen

Zellen bei den Protozoen findet der Leser in BIEDERMANNS (1) zusammenfassender Abhandlung über die Ernährungsfunktion dieser Zellen einige Angaben. — Ueber die Bedeutung der Gasbläschen bei den Protozoen s. WINTERSTEIN (31).

Literatur.

Protozoa.

1. ***Biedermann, W.***, *Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Dieses Handb., Bd. 2, (1) p. 400—419.*
2. ***Burian, R.***, *Die Exkretion. Ebenda, 1910, p. 259—280.*
3. ***Bütschli, O.***, *Vorlesungen über vergleichende Anatomie, 1. Lief. (1910), p. 75.*
4. ***Clark, J.***, *Ueber den Einfluß niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasmas. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Berlin, Bd. 6 (1888), p. 273.*

4a. ***Deegener, P.***, *Lebensweise und Organisation. Leipzig u. Berlin 1912, p. 23.*

5. ***Degen, A.***, *Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Bot. Ztg., Jahrg. 63 (1905), 1. Abt., p. 165.*
6. ***Delage, Y.***, *et* ***Hérouard, E.***, *Traité de zoologie concrète. T. 1. La cellule et les protozoaires, Paris 1896.*
7. ***Eismond, J.***, *Zur Frage über den Saugmechanismus bei Suctorien. Zool. Anz., Jahrg. 13 (1890), p. 721.*
8. ***Entz, G.***, *Die Flagellaten der Kochsalzteiche zu Torda und Szamosfalva. Természetrajzi Füzetek, Budapest, Bd. 7, p. 139. (Nach Neap. Jahresber., 1883, p. 83.)*
9. ***Giemsa, G.***, *und* ***Prowazek, S.***, *Wirkung des Chinins auf die Protistenzelle. Arch. f. Schiffs- und Tropenhyg., Bd. 12 (1908), p. 88.*
10. ***Grosse-Allermann, W.***, *Studien über Amoeba terricola Greeff. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 17 (1909), p. 203.*
11. ***Hartog, M. M.***, *Preliminary note on the function and homologies of the contract. vacuole in plants and animals. Ref. Brit. Assoc. Advanc. Scienc. 98. Meet. 1890, p. 714.*
12. — *Protozoa. Cambr. Nat. History, Vol. 1 (1906), p. 14.*
13. ***Heim, F.***, *Amibes. Dictionn. de Physiologie, Paris, T. 1 (1895), p. 397.*
14. ***Jennings***, *Das Verhalten der niederen Organismen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen. Uebers. von E. Mangold. Leipzig u. Berlin 1910.*
15. ***Khainsky, A.***, *Physiologische Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910), p. 275.*
16. ***Lang, A.***, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., 2. Lief., 1901.*
17. ***Massart, J.***, *Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. Arch. de biol., T. 9 (1889), p. 515.*
18. ***Maupas, E.***, *Contribution à l'étude morpholog. et anatom. des infusoires ciliés. Arch. de Zool. expér. et génér., Sér. 2, T. 1 (1883).*
19. ***Metcalf, M. M.***, *The excretory organs of Opalina. Arch. f. Protistenk., Bd. 10 (1907), p. 183 u. 366; Bd. 13 (1909), p. 195.*
20. ***Penard, E.***, *Études sur les Rhizopodes d'eau douce. Mém. de la Soc. Phys. H. N. Genève, T. 31, p. 230. (Nach Neap. Jahresber., 1890, p. 12.)*
21. ***von Prowazek, S.***, *Amöbenstudien. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897), p. 878.*
22. — *Einführung in die Physiologie der Einzelligen (Protozoen), Leipzig u. Berlin 1910, p. 50, 69.*
23. ***Pütter, A.***, *Die Wirkung erhöhter Sauerstoffspannung auf die lebendige Substanz. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 3 (1904), p. 371.*
24. — *Die Atmung der Protozoen. Ebenda, Bd. 5 (1905), p. 566.*
25. — *Der Stoffhaushalt des Meeres. Ebenda, Bd. 7 (1908), p. 327.*
26. ***Rossbach, M. J.***, *Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physiologische Agentien und Arzneimittel. Arb. a. d. Zool.-zootom. Inst. in Würzburg, Bd. 1 (1874), p. 9—72.*
27. ***Schütt, F.***, *Ueber Organisationsverhältnisse des Plasmaleibes der Peridineen. Sitz.-ber. d. K. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, 1892.*
28. — *Die Peridineen der Plankton-Expedition. Ergeb. d. Plankton-Exp., Bd. 4 (1895).*
29. ***Verworn, M.***, *Die Lokalisation der Atmung in der Zelle. Festschr. z. 70. Geburtstag von E. Haeckel, Jena 1904.*
30. ***Voigt, M.***, *Die vertikale Verteilung des Planktons im großen Plöner See und ihre Beziehungen zum Gasgehalte dieses Gewässers. Plöner Forschungsber., Bd. 12 (1905).*

31. **Winterstein, H.**, *Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. Dieses Handb., Bd. 1, (2) (1912).*

32. **Zuelzer, M.**, *Der Einfluß des Meerwassers auf die pulsierende Vakuole. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 29 (1910), p. 632—641.*

II. Porifera.

Die Spongien (Poriferen) bewegen sich frei nur als Flimmerlarven, deren Flimmerbewegung zugleich den Gaswechsel ausgiebig fördert. Im ausgebildeten Zustande sind sie festgewachsen und verfügen über eine bedeutende Oberfläche, sowohl äußere, welche besonders bei den verästelten usw. Formen entwickelt ist, als auch oft noch im unvergleichlich stärkeren Maße innere Oberfläche (im besonderen bei den großen klumpenartigen Gebilden), indem die (einheitliche oder mehrteilige) Gastralhöhle auch mittels eines zuweilen großartig ausgestalteten Kanalsystems mit dem äußeren Medium kommuniziert. Im allgemeinen kann man einerseits zahlreiche feine Poren unterscheiden, durch welche das Wasser in den Körper einströmt, und ein oder mehrere große Oscula, durch welche es wieder nach außen entleert wird. Nähere Angaben hierüber (sowie die Abbildungen) findet der Leser in Biedermanns (4) Abhandlung in diesem Handbuche; wir werden im weiteren nur die respiratorische Bedeutung des Wasserstromes berücksichtigen, über dessen Wichtigkeit für die Ernährung der Spongien in dem angeführten Aufsatze berichtet wird.

Der ventilierende Wasserstrom wird durch die Tätigkeit der Choanocyten erzeugt, deren Körper lebhaft an die Choanoflagellaten erinnert; diese, mit einem die Geißelbasis umfassenden Collare (welches ausstreckbar und bis zu einem unbedeutenden Randwulste zurückziehbar ist, Delage-Hérouard, 7) ausgerüstet, kleiden dichtaneinander gereiht als Geißelepithel die ganze Magenhöhle aus oder finden sich nur auf die sogenannten Geißelkammern beschränkt, welche sich zwischen dem oft hoch entwickelten zuführenden und abführende Kanalsystem des „Mesoderms" befinden.

Die Bewegung der einzelnen Geißeln ist wegen der großen Schwierigkeit der betreffenden Untersuchungen nicht völlig klar beleuchtet. Bowerbank (5) berichtet (für *Grantia compressa*), daß „the upper portion of the cilium was thrown gently backward towards the surface of the sponge, and then lashed briskly forward towards the osculum, and this action was steadily and regularly repeated". Vosmaer und Pekelharing (21) sahen bei *Leucosolenia*, daß die Bewegung einer jeden Geißel in verschiedenen Ebenen stattfindet und den einen Augenblick kräftiger in der einen, den anderen in einer anderen Richtung erfolgt, daß bisweilen ein Flagellum in seiner ganzen Länge nahezu horizontal zu liegen kommt, oft ganz ruhig bleibt. Sie finden auch gar keine Koordination der Geißelbewegung bei den benachbarten Choanocyten, im Gegenteile herrscht die größtmögliche Unabhängigkeit derselben voneinander, was auch Bowerbank angegeben hatte, und was die Autoren gegenüber Lendenfeld (11) anführen, welcher der Meinung ist, daß hier pendelartige Bewegungen rückwärts und vorwärts vorkommen, ähnlich wie bei den flimmernden Epithelien der Wirbeltiere. Delage-Hérouard (7, p. 58) sprechen von der kreisförmigen Bewegung der Geißeln,

wodurch das Wasser in der Richtung der longitudinalen Achse der Zellen wirbelt und gegen die Geißelbasis schlägt, doch haben sie keine direkten Beobachtungen ausgeführt.

Allem Anschein nach ist die Bewegung der Flagellen darauf eingerichtet, das Wasser in den Geißelkammern fortwährend umzurühren und die darin schwebenden Teilchen soviel wie möglich mit den Kragenzellen in Kontakt zu bringen (Vosmaer und Pekelharing, 21, p. 177). In den Geißelkammern besteht also kein schneller axialer Strom, sondern, wie es schon die alten Beobachter, Carter und Lieberkühn angegeben hatten, eine Wirbelbewegung.

Auf welche Weise kommt nun der beständige von den Poren gegen die Oscula gerichtete Wasserstrom zustande? Bei *Leucosolenia* geben Vosmaer und Pekelharing (21) folgende Erklärung: Die Kragenzellen umringen unmittelbar die Porenöffnung, so daß, wenn innerhalb der Cloaca der Wasserdruck erhöht wird, die Zellen wie Klappen die Porenöffnung verengen werden, umgekehrt aber bei Druckverminderung ausweichen und so das Wasser einströmen lassen; bei der unregelmäßigen Flagellenbewegung schwankt der Druck auf die Innenfläche des Kanals, welcher als Ganzes der Spicula wegen als steif betrachtet werden darf; nur die Druckerniedrigungen aber kommen zur Geltung, so daß der Schwamm fortwährend Wasser einsaugt, welches nur in der Richtung des Osculums einen Ausweg findet; nun aber kommt (nach Lieberkühn, 12; Minchin u. a.) bei manchen *Ascon*-Formen am Osculum ein Abschnitt ohne Flagellen vor, gleichsam als ein „Zugkanal", wo die Ausströmung des Wassers durch keine Wirbelbewegung gestört wird. Bei den *Sycon*-Formen gelangte dieser Zugkanal zur größeren Entwicklung, als ein mit platten Epithelzellen ausgekleideter Zentralkanal, in den die Geißelkammern mit weiten Oeffnungen einmünden: das in der Richtung des geringsten Widerstandes, des Osculums, ausweichende Wasser leistet dann denselben Dienst, wie das Schwungrad, welches die Maschine über den toten Punkt hinausbringt, indem der einmal entstandene Wasserstrom der Gefahr vorbeugt, daß gegenüberliegende Geißelkammern, beide Wasser auswerfend, sich hindern sollten. Die Ausflußgeschwindigkeit am Osculum ist sehr beträchtlich im Vergleiche mit derjenigen an den Mündungen der Geißelkammern in den Zentralkanal, da der Gesamtdurchschnitt der letzteren hundertmal größer ist als der Durchschnitt des Osculums. [Nach Topsent (20)] läßt sicht bei *Pachymatisma johnstonia* in den Wänden der Ausfuhrkanäle ein „décollement" angeblich zum Zwecke der Verengerung derselben und Vermehrung der Schnelligkeit und Kraft des Exhalationsstromes beobachten.]

Bei den Schwämmen, wo die Bindegewebsmasse zu großer Entfaltung gekommen ist, finden Vosmaer und Pekelharing (21), daß die beschriebenen Einrichtungen zur Sicherung des bestimmt gerichteten Wasserstromes noch mehr vervollkommnet sind. Als ein neues Mittel dazu kann man die birnförmige Gestalt der Geißelkammern bei *Chondrosia, Oscarella* u. a. nach Schulze (18) ansehen: die prismatischen Kragenzellen nehmen hier die äußeren, d. h. die den zuführenden Kanälchen zugewandten drei Vierteile der Kammerwand ein, während die innere, direkt in das abführende Kanälchen sich fortsetzende Partie der Geißelkammer der Kragenzellen entbehrt, statt dessen von flachen, platten Zellen ausgekleidet zu sein scheint und

sich in der Regel wie ein trichterförmig ausgezogenes Endstück darstellt.

Nach Vosmaer und Pekelharing (21, p. 184) sowie nach Parker (16) ist bisher in keinem einzigen Falle eine Umkehrung der Stromesrichtung beobachtet worden, wodurch die Wahrscheinlichkeit der geschilderten Anschauung über die Ventilation des Schwammkörpers gestützt wird. (Schmidts und Haeckels Angaben über „Astomie“ und „Lipostomie“ werden wohl irrtümlich durch Schließungsfähigkeit der Oscula und Pori bedingt sein.)

Ueber die Veränderungen der Wasserströmung unter natürlichen Verhältnissen gibt Annandale (1) an, daß *Spongilla crassissima* und *S. proliferans* zu Mittag den Wasserstrom auf einige Stunden einhalten und die Oscula stark kontrahieren, wobei vielleicht die Geißelzellen in Ruhezustand übergehen (? B.); morgens und abends wird die stärkste Ventilation beobachtet. —

Die angeführte Ansicht von Vosmaer und Pekelharing befindet sich auch in Uebereinstimmung mit der sonst niedrigen Organisation der Schwämme: würde der Strom durch koordiniertes Zusammenwirken der in bestimmter Richtung schlagenden Flagellen verursacht, so könnten bei zufälliger Verschließung der an der Oberfläche liegenden Oeffnungen leicht schädigende Spannungsunterschiede im zarten Körpergewebe des Schwammes entstehen; zur Verhütung dieser Gefahr müßte ein hochentwickeltes Nervensystem das Flagellenspiel regeln: aber auch ohne ein solches droht keine Gefahr, wenn die Geißeln auf die oben geschilderte Weise tätig sind, denn bei Verschließung der äußeren Oeffnungen hört überhaupt die Strömung auf, ohne daß die Geißelbewegung eingestellt wird (Vosmaer und Pekelharing, 21, p. 186). [Daß die Ansicht Bronns (6) über „sehr schnelle und fast gewaltsame“ Strömung des Wassers zu den Einführungsöffnungen unzutreffend ist, ist aus dem Angeführten ganz klar.]

Die Schließungs- und Oeffnungsbewegungen der Oscula und Pori werden außerdem ebenfalls für die Ventilation, den Schutz etc. der Spongien von Bedeutung sein. Schon Lieberkühn (12) berichtet von der Kontraktionsfähigkeit der Ausströmungsröhren der Spongillen (es soll ihre Wandung kürzer und dicker, die Oberfläche der kugelig zusammengezogenen Zellen uneben werden, und sogar aus der Röhre ein Zellhaufen entstehen können); auch die Einströmungslöcher können geschlossen und geöffnet werden. Lendenfeld (11) hat beobachtet, daß durch Karmin- und Stärkekörner zunächst eine Zusammenziehung der Hautporen bewirkt wird, aber nach 2—3 Stunden öffnen sich die Poren wieder, sei es, daß der Schwamm den Wasserstrom nicht länger entbehren kann, sei es, daß die Sphinktermuskeln ermüdet werden. Bidder hat die Widerstandsfähigkeit von *Sycon compressum* untersucht: er hielt Exemplare davon 24 Stunden ohne Wasser und sah nachher die Geißeln in Bewegung, die Kragen waren verschwunden, aber nach 24 Stunden erschienen sie wieder (s. weiter Parker).

Bei den Asconen (Homocölen) und überhaupt bei Calcareen befinden sich die Poren in den Porocyten, welche die ganze Dicke der Wand bilden und kontraktil sind, so daß bei ihrer Zusammenziehung die Oeffnung verschwindet (Sollas, 19, p. 186).

Delage-Hérouard (7, p. 86) legen großes Gewicht auf die sogenannten Vela, welche als ringförmige Falten in den Kanälchen vor-

kommen und irisartig fungierende Diaphragmen vorstellen, in denen radiär und zirkulär angeordnete Muskeldifferenzierungen des Mesoderms enthalten sind; als höher differenzierte Gebilde dieser Art sind die Conuli (cônes usw.) anzusehen (z. B. bei *Pachymatisma* sphinkterartige Gebilde unter den Hypodermalhöhlen, die Lichtung der Einströmungskanäle regulierend). *Pachymatisma* zeigt auch schon gut entwickelte nervöse Verbindungen zwischen den Zellen, so daß die Oscula auf entfernt lokalisierte Reizungen geschlossen werden können, allerdings langsam. — Die Kontraktilität ist bei den primitiven Arten der Gattung *Clathrina* so groß, daß die Gastralhöhle vollständig schwinden kann und der Schwamm zur soliden Zellenmasse wird (Minchin, 15).

Ueber die Spannungsverhältnisse im Innern der Kalkschwämme hat Bidder (3, 4) eine Ansicht ausgesprochen, gegen welche sich v. Lendenfeld (10) gewendet hat; im Zupfpräparate rollen sich die Kragenzellen konvex auf, während sonst vorragende Nadeln die Oberhaut zeltstangenartig emporheben: dieser Spannung soll der Wasserdruck als Folge der Flagellenbewegung der Kragenzellen entgegenwirken, nach Einstellung der letzteren soll nun dieser allein wirkende Zug eine Kontraktion des ganzen Schwammes bewirken, welche z. B. in dem Vielschichtigwerden des Kragenzellenepithels von *Ascetta clathrus* zum Ausdruck kommen soll. Lendenfeld (10) bemerkt hierzu, daß in den von außen in den Körper führenden Zufuhrkanälen dieser Tonus des Schwammgewebes dem infolge des verminderten Druckes zustande kommenden Kollabierungsbestreben der Einfuhrkanäle, umgekehrt aber dem Erweiterungsbestreben der Ausfuhrkanäle hindernd entgegentreten müßte, was unvorstellbar ist. Doch scheinen die Druckunterschiede im Schwammkörper nach dem Angeführten überhaupt gering zu sein; über ihren Betrag, sowie über die Spannungsverhältnisse der Gewebe wären Untersuchungen anzustellen.

Parker (16) gibt neuerdings an, daß der Druck der Ströme 3,5—4 mm Wasser beträgt; um geschlossene Ostien zu sprengen ist ein Druck von 10—15 mm Wasser nötig (etwas mehr für Oscula).

Meines Wissens liegen über die eventuelle respiratorische Regulierbarkeit des ventilierenden Wasserstromes im Schwammkörper (z. B. durch den Sauerstoffgehalt des äußeren Mediums) keine Erfahrungen vor. Nur den Parkerschen (16) Versuchen könnte man einige Daten entnehmen (der Autor hat seine Untersuchungen aber zu anderem Zwecke — zur Erforschung der nervösen Reaktionen der Spongien — angestellt). *Stylotella* schließt ihre Oscula und kontrahiert sich in der Luft. Im sauerstofffreien Meerwasser werden die durch Choanocyten hervorgebrachten Ströme zuerst schneller, dann werden sie eingestellt, die Oscula schließen sich; dagegen sollen sich die Ostia im sauerstofflosen Medium öffnen; Wasserströmung erhält sie offen.

Miklucho-Maclays Angabe (13) über die Umkehr der Wasserströmung bei vielen Schwämmen (das Wasser soll dann in die „Ausströmungsöffnungen“ eintreten) ist an und für sich sehr bemerkenswert, aber sie läßt sich nach dem, was geschildert wurde, nicht einmal für den indirekten Schluß über eine Umkehr der Richtung des wirksamen Schlages der Geißelzellen verwerten.

Ueber die Symbiose der Algenzellen s. Sollas (19, p. 175) und Biedermann (4, p. 440). Bei der Symbiose z. B. von *Suberites domuncula* mit *Pagurus* hat der Schwamm den auch respiratorisch wichtigen Vorteil des Wasserwechsels bei der Lokomotion des Krebses. Ueber die Spongillide *Pachydictium globosum*, welche

auf Schneckenschalen angeheftet zu sein pflegt, gibt Weltner (22) an, daß ihr großes Osculum von der Kriechseite der Schnecke abgewandt ist, wodurch den Kragenzellen die Arbeit erleichtert wird.

Literatur.

Porifera.

1. **Annandale, N.**, *Notes on freshwater Sponges. Records Ind. Mus. Calcutta, Vol. 1 (1907) VI. The midday siesta of Spongilla in the tropics. (Nach Arch. f. Naturg., 1907, p. 4.)*
2. **Audouin et Milne Edwards, H.**, *Résumé des recherches sur les animaux sans vertèbres faites aux îles Chausey. Ann. d. Sc. nat., T. 15 (1828), p. 16.*
3. **Bidder, G.**, *The skeleton and classification of calcareous Sponges. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 64 (1898), p. 61. (Nach Lendenfeld.)*
   — *Notes on Plymouth Sponges. Journ. Mar. Biol. Assos. Plym., Vol. 6 (1902). (Nach Neap. Jahrb., Bd. 4.)*
4. **Biedermann, W.**, *Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Dieses Handbuch, Bd. 2, 1, p. 426.*
5. **Bowerbank**, *Monograph of the British Spongiadae, London 1864, p. 129.*
6. **Bronn**, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 1 (1859), Amorphozoen, p. 9.*
7. **Delage, Y., et Hérouard, E.**, *Traité de zoologie concrète, T. 2.*
8. **Grant**, *Observations et expériences sur la structure et les fonctions des éponges. Ann. d. Sc. nat., T. 11 (1827), p. 150.*
9. **v. Lendenfeld, R.**, *A monograph of the horney Sponges, London 1889, p. 754.*
10. — *Zool. Ctbl., Bd. 6 (1899), p. 258.*
11. — *Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. Biol. Ctbl., Bd. 10 (1890), p. 75.*
12. **Lieberkühn, N.**, *Ueber Bewegungserscheinungen bei Schwämmen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1863, p. 717—730.*
13. **Micloucho-Maclay, N.**, *Beiträge zur Kenntnis der Spongien. I. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 4, p. 221.*
14. **Milne-Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2, Paris 1857.*
15. **Minchin, E. A.**, *Sponges in Ray Lankaster Treatise on zoology, Vol. 2, p. 30.*
16. **Parker, G. H.**, *The reactions of sponges, with a consideration of the origin of the nervous system. Journ. of exp. Zool., Vol. 8 (1910), p. 1—41.*
17. **Pütter, A.**, *Die Flimmerbewegung. Ergeb. d. Physiol., Bd. 2 (1903), p. 35.*
18. **Schulze, F. E.**, *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. III. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, p. 87.*
19. **Sollas, Igerna B. I.**, *Porifera. Cambr. Nat. History, Vol. 1 (1906), p. 165.*
20. **Topsent, E.**, *Essai sur la faune des Spongiaires de Roscoff. Arch. de Zool. expérim., T. 9 (1891), p. 253.*
21. **Vosmaer, G. C. J., und Pekelharing, C. A.**, *Ueber die Nahrungsaufnahme bei Schwämmen. Arch. f. Physiol., 1898, p. 168—186.*
22. **Weltner, W.**, *Süßwasserspongien von Celebes (Spongillidenstudien 4). Arch. f. Naturg., 67. Jhg. (1901), p. 187.*

III. Cölenteraten.

Allgemeines.

Bei den Cölenteraten wird der Gaswechsel diffus durch die äußere Körperoberfläche sowie wohl auch durch die Cölenteral- oder Gastrovaskularoberfläche vollführt, ohne daß spezielle Atemorgane vorkommen. Die äußere sowie innere Oberfläche erreicht oft durch vielfache Ausstülpungen (tentakelartige, kanalartige Gebilde, durch Septenbildung usw.) eine mächtige Vergrößerung. Die Keime oder Larven können außen mit Flimmerhaaren ausgestattet sein, während sonst die Cilien für die Magendarmhöhle charakteristisch sind; in bestimmten Körperbezirken angeordnete Wimperzellen erhalten oft bestimmt gerichtete Nahrungs- und Atmungs-

ströme, die zuweilen in gewissem Maße regulierbar sind. Die freibeweglichen Medusen wechseln durch ihre rhythmisch erfolgende Lokomotion das äußere Medium; die festsitzenden Polypen weisen gewöhnlich nur beschränkte äußere Bewegungen, besonders Ausstülpungs- und Einstülpungsbewegungen, dann Bewegungen der tentakelförmigen Organe (sogar rhythmische behufs Wassererneuerung) usw. auf, zuweilen können sie aber rhythmische Peristaltik, anscheinend in Beziehung zum Gaswechsel, zeigen, oder auch periodisch sich mit Wasser füllen und dasselbe wieder entleeren, oder sogar ausgedehnte Wanderungen unternehmen (es wird bei einigen das äußere Medium auch passiv erneuert, indem die Tiere anderen beweglichen Organismen aufsitzen). Bei einigen wird die Sauerstoffversorgung (und Kohlensäureabfuhr) durch symbiontische Algen vermittelt (s. BIEDERMANN). Bei gewissen Siphonophoren wird sogar von Luftatmung vermittelst tracheenartiger Organe gesprochen.

Spezielles.

In Bezug auf die Strukturverhältnisse verweisen wir auf BIEDERMANNS Abhandlung über die Ernährung der Cölenteraten in diesem Handbuch (Bd. 2, 1. Hälfte, 4. Teil, p. 445 etc.).

a) Hydrozoen.

Die Polypen von Hydrozoen besitzen im entfalteten Zustande eine mächtige Oberflächenentwicklung; z. B. unsere braune Hydra kann die haarfeinen tentakelartigen Ausstülpungen der Körperwand, wenn sie ausgewachsen ist, bis auf ungefähr 1 dm Länge (ja *H. fusca* sogar 2,5 dm) weit herabhängen lassen; man kann da verschiedene Bewegungen derselben beobachten (auch wenn das Tier gerade keine Beute einfängt), die aber wohl durch verschiedene unbedeutende Reize hervorgerufen sind, oft aber als „willkürliche" Fangbewegungen gedeutet werden könnten. WILLIAMS (52, p. 246) hält für Respirationsbewegungen die unregelmäßigen Längs- und Weiteänderungen der Tentakeln, wodurch der Flüssigkeitsinhalt derselben verschoben und Flüssigkeitsaustausch mit der Körperhöhle erhalten wird. Aber im sauerstofflosen Wasser, wo man doch diese Respirationsbewegungen der Tentakeln am auffallendsten sehen sollte, werden die Arme stark eingezogen und sehr wenig bewegt (bald sahen wir sie gleichsam aufgedunsen und trübe werden, was durch die Beschädigung der Wände bedingt ist). Die Tiere bleiben sehr selten längere Zeit auf einem und demselben Orte sitzen; WILSON (53) schreibt ihnen eine angeborene (automatische?) Tendenz zum Umherkriechen zu; in den Aquarien sollen sie luftreiches Wasser (und Licht) aufsuchen; doch ich konnte sie in einem 4 dm tiefen Wasser insgesamt am mit faulenden Tier- und Pflanzenstoffen bedeckten Boden durch Monate in ungeheurer Menge leben sehen, wo sie mit kleinen Crustaceen gefüttert wurden. Man müßte, um die Wirkung des Sauerstoffmangels genau angeben zu können, spezielle Versuche anstellen. Wir haben im sauerstoffarmen Wasser keine Verstärkung der Lokomotion bemerkt.

WEISMANN (51) hat schon vor längerer Zeit bei den Hydroidpolypen (*Coryne pusilla*) partielle Zusammenziehungen der Leibeswand beschrieben, die (bei Gonophoren) sogar rhyth-

misch auftraten; er hat dieselben als der Zirkulation der Leibesflüssigkeit dienend (nebst der Geißelbewegung der Entodermzellen) gedeutet; man kann aber gleichzeitig an eine respiratorische Bedeutung derselben denken.

Bei *Hydra* hat Nussbaum (34) nebst Totalverkürzungen des Leibes partielle Kontraktionen gesehen, wobei der Magenrauminhalt mit Gewalt in den weiten Raum hinein geschleudert wurde (bei verschlossener Mund- und Fußscheibenöffnung). Neuerdings beschreibt Hase (21) die „willkürlichen" partiellen Kontraktionen bzw. Erweiterungen des Körpers bei *Hydra vulgaris* Pall. (= *grisea*) und *H. oligactis* Pall. (= *fusca*); auch bei völliger Abwesenheit von Nahrungskörpern hat sich der Körperschlauch plötzlich spontan erweitert, um sich nach einiger Zeit wieder auf die frühere Größe zusammenzuziehen; die partiellen Erweiterungen sowie Kontraktionen konnten sowohl in der Nähe des Mundes als auch im Stiel erscheinen; neben der unregelmäßigen Bewegungsart glückte es ihm, eine regelmäßige zu verfolgen: es bildete sich im Stiel eine Anschwellung, welche von da aus langsam bis zum oralen Ende vorrückte (in etwa 30 Min.). Bei *Hydra viridissima* sah der Autor oft sehr plötzliche Verkürzungen des ganzen Körpers, wodurch die Körperflüssigkeit in Zirkulation gebracht und vielleicht auch verbrauchtes Atemwasser ausgestoßen wird.

Nachdem schon Hadži (20a) gezeigt hatte, daß *Hydra viridis* im schlechten Wasser eher zugrunde geht als *H. fusca*, im Gegensatze dazu aber in Wasser, aus dem unter dem Rezipienten der Luftpumpe der größte Teil der Luft entfernt und durch Einlassen von Kohlendioxydgas der Druck mit dem äußeren ausgeglichen wurde, *Hydra viridis* sich noch erholt, während *H. fusca* abgestorben ist, habe ich mit H. cand. med. Hepner systematische Versuche über die Bedeutung der Zoochlorellen für das Atemgeschäft der Hydren angestellt. Im ausgekochten Wasser sterben gewöhnlich die grünen Hydren früher als die braunen, da sie wohl an höhere Sauerstoffdrucke gewöhnt sind. Im ausgekochten und hermetisch verschlossenen Wasser, dem gewisse Mengen von Kohlensäure beigemengt worden waren, lebten die grünen Hydren bedeutend länger als die braunen; während die braunen rasch trübe wurden, sich zusammenballten und allmählich zerfielen, waren die grünen schön expandiert und im günstigen Lichte gehalten haben sie sogar neue Sprosse abgegeben und sich vermehrt: die Menge des von den symbiontischen Zoochlorellen entwickelten Sauerstoffes ist so groß, daß, wenn man in das gleiche Gefäß auch die braunen Hydren einschließt, auch die letzteren oft fast gleich lange am Leben bleiben wie die grünen. (Nach dem Zerfalle von *H. viridis* haben wir hier und da die Zoochlorellen derselben eine sich weiter vermehrende Kolonie bilden sehen). — Die nähere Untersuchung der von Hase beobachteten sowie sonstigen Bewegungen im sauerstoffreichen und sauerstoffarmen Wasser hat ergeben, daß es sich kaum um Respirationsbewegungen handelt, denn wir haben sie im Sauerstoffmangel keinesfalls deutlicher oder frequenter gesehen. —

Bei den Hydroidenkolonien sah Billard (6) eine Art Arbeitsteilung durchgeführt, indem die großen Polypen mehr die Rolle von Zutreibern für die kleinen, gleichsam die eigentlichen Freßtiere spielten; es könnte sich zugleich um respiratorische Arbeitsteilung handeln.

Ob die (Hickson, 24, p. 273) „curious bowing and bending move-

ments which have been compared with the exercises of a gymnast", bei *Larsabellarum* (Hydrolariden) vom respiratorischen Standpunkte zu erklären sind, läßt sich nicht sagen. —

Die Kolonien der Siphonophoren weisen eine hohe morphologisch-physiologische Differenzierung der einzelnen Polypen auf; man kann da wohl mit Recht besonders den als Lokomotionsorgane tätigen Schwimmglocken und vielleicht auch den Tastern, welche sich durch außerordentliche Reizbarkeit und immerwährende schlangenartige Bewegungen auszeichnen, eine respiratorische Bedeutung zumuten, obwohl auch die Fangfäden, Deckstücke (diese besonders in den Fällen, wo sie sehr beweglich sind und als ruderartige Lokomotionsorgane (*Athorybia*) die abwesenden Schwimmglocken ersetzen, s. auch Fewkes, 18) für Atemorgane gehalten werden; Bigelow (5) berichtet über rhythmische Bewegungen der Cormidien bei *Caravella*.

Ueber die respiratorische Bedeutung der Pneumatophoren, sowie über die angeblichen Atembewegungen dieser Organe, wodurch ein mehr oder minder regelmäßiger Gaswechsel aus der Luftatmosphäre zustandekommen würde, s. in Wintersteins Zusammenfassung in dies. Handb. (55); desgleichen über die von Chun angegebene „Tracheenatmung" der Chondrophoriden (Tracheophysen, Chun). Die Frage harrt erst einer systematischen experimentellen Bearbeitung.

In betreff der möglichen Beziehung der Pneumatophore zur Atemventilation hat uns noch Woltereck's Angabe (56) interessiert: derselbe gibt gelegentlich seiner Untersuchungen über gewisse abnorme Gestaltungen der Siphonophorenlarven an, daß unter anderem durch mangelhafte Sauerstoffzufuhr eine Verstärkung der Pneumatophoren erzeugt werden kann.

Ueber die Atmung der Medusen (Hydromedusen s. bei Scyphozoen (Scyphomedusen). — Das Vorkommen von Hydractinia auf Einsiedlerkrebsen, Dicoryne auf Mollusken, Tubularia auf Cephalopoden, Ectopleura auf Krabben etc. kann auch den Wasserwechsel fördern (s. Hickson, 24, p. 268).

b) Scyphozoen.

Bei den Scyphomedusen (acraspeden Medusen) ist die äußere (sowie innere) Körperoberfläche dadurch, daß die fahnenartig herabhängenden Medusenarme oft vielfach verästelt sind, sehr stark entwickelt (dafür sind die Randtentakeln oft verkümmert); zahlreiche „Saugmündchen" verbinden das Gastrovaskularsystem mit der Außenwelt, indem die den Oeffnungen entsprechenden kanalartig geschlossenen Rinnen in den Zentralraum der Mundarme führen [wir verweisen im einzelnen auf Biedermanns Darstellung in diesem Handbuch (4)]. (Ueber rhythmische Lokomotionsbewegungen s. weiter.) Inwieweit die Muskelkontraktionen der Wände der Mundarme sowie das Flimmerepithel der Gastrovaskularhöhle (nebst der Beförderung des halbverdauten Nahrungsbreies zentralwärts und Verteilung desselben auf der ganzen inneren Oberfläche) sich im Dienste der respiratorischen Wasserströmung betätigen, ist nicht bekannt; höchstwahrscheinlich besteht, wenn keine größeren Nahrungsmassen verdaut werden, eine kontinuierliche Zufuhr und Ausfuhr von Wasser, worin sich ver-

schiedene kleine Planktonten befinden, welche zu größeren Klumpen geballt in den Radialkanälen angetroffen werden können: der Nahrungsstrom hat zugleich die Bedeutung des Atemstromes. — Es wird auch den sogenannten subumbrellaren Säckchen (oder Subgenitaltaschen usw.) eine respiratorische Tätigkeit zugeschrieben, da sie sehr dünne Wände besitzen und da bei der Lokomotion in ihnen immerwährend das Wasser erneuert wird (Respirationstaschen, Delage, 14, p. 300).

Bei den Medusen überhaupt kommen rhythmische Zusammenziehungen der kreisförmigen Muskelschicht der Schwimmglocke vor, wodurch das im Inneren der Glocke befindliche Wasser teilweise ausgestoßen und durch den Rückstoß die Lokomotion des ganzen Tieres hervorgebracht wird. Der Wasserwechsel dient aber gleichzeitig zur Erleichterung des Gaswechsels (wie auch die stetig durch ihn bedingte Lokomotion überhaupt); deswegen hat schon Eimer (17) mit Recht diesen rhythmischen spontanen Bewegungen die Bedeutung von Atembewegungen zugesprochen (zugleich allerdings sollen sie nach ihm mit dem Wasser Nahrungsmittel in den Magen einführen). Bezüglich des Rhythmus ist bekannt, daß ohne merkliche äußere Gründe Beschleunigung und Verlangsamung zustande kommt, daß zeitweise längere Pausen erscheinen und daß im großen und ganzen die Zahl der Kontraktionen im umgekehrten Verhältnis zur Tiergröße steht (s. Baglioni, 1); doch kommen auch verschiedene individuelle, in ihrer Entstehung unerklärte Abweichungen vor (Romanes, 47).

Obwohl diese Pulsationen ohne Zweifel auch respiratorisch wichtig sind, scheint hier keine Regulation durch Sauerstoffmangel des äußeren Mediums entwickelt zu sein; nach Romanes (47) bewirkt die Durchleitung von Sauerstoff durch das Seewasser eine starke Steigerung des Rhythmus; die Kohlensäure wirkt depressiv; auch Terry (48) berichtet, daß der Sauerstoff den randlosen Schirm von *Gonionema* zur rhythmischen Tätigkeit anregen kann — allerdings handelt es sich in seinen Versuchen um die Einwirkung des atomischen Sauerstoffs (Zusatz von H_2O_2 zum Seewasser oder noch wirkungsvoller zur alkalischen Lösung), während durch Sauerstoffdurchleitung keine Pulsationen auslösbar sind, wenigstens während einiger Stunden (aber bei Benutzung von alkalischer Lösung wirkt auch der molekulare Sauerstoff auslösend). Bei *Rhizostoma pulmo* hat Baglioni (1a) im sauerstofffreien Medium bald die Bewegungen aufhören sehen, s. auch Winterstein (54). Was die Kohlensäure betrifft, hat Loeb (30) bei den randlosen Glocken von *Polyorchis* durch ganz kleine Mengen die Rhythmik hervorgebracht (ebenfalls durch andere schwache Säuren); dasselbe hat Terry für *Gonionemus* nachgewiesen. Aber schon früher hat Bethe (3) in seinen Untersuchungen über das Zustandekommen der rhythmischen Bewegungen beobachtet, daß bei der Durchleitung von Kohlensäure durch das Wasser eines mit normalen sowie randlosen Medusen (Hydromedusen, craspedoten Medusen) beschickten Bassins sich zunächst das Tempo der normalen Tiere erhöht; und die bis dahin unbeweglichen Stücke zeigen schwache rhythmische Kontraktionen oder wenigstens eine erhöhte Erregbarkeit; später werden die Pulsationen eingestellt (d. h. bei höherem Kohlensäuregehalt); in gewöhnliches Wasser zurückgeführt, weisen die Medusen bald normale, dann beträcht-

lich gesteigerte Frequenz der Pulsationen auf, bis wieder die Norm zurückkehrt (die randlosen zeigen erhöhte Reizbarkeit, hie und da sogar einige selbständige Zusammenziehungen). — Man müßte aber erst systematische Untersuchungen anstellen, ehe man etwas Bestimmtes über die Regulation des Medusenrhythmus im Dienste der Respiration aussagen könnte.

Da das Gastrovaskularsystem Flimmerbekleidung besitzt, durch deren Tätigkeit regelmäßige Strömungen unterhalten werden (vom Magenraum in die Kanäle usw.), könnte man hierin eine respiratorische Funktion vermuten.

c) Anthozoen.

Die Anthozoen verfügen über ausgedehnte äußere und innere Flimmerflächen, welche einerseits die Nahrungszufuhr von Planktonorganismen (besonders bei Alcyonarien oder Octokorallen) ermöglichen, andererseits aber gewiß auch eine respiratorische Bedeutung haben. Der Gaswechsel wird außen besonders im Bereiche der Tentakeln durch die dünne Körperwand vermittelt. Bei *Branchioceriantlius urceolus* entspringen an der Basis des Mundkegels 21—37 dünnhäutige verzweigte „Kiemen" (MARK, 31). Die Tentakeln selbst (ähnlich wie der größere Teil der äußeren Oberfläche) pflegen oft nur in der Jugend mit Cilien ausgestattet zu sein.

Von den neueren Beobachtungen erwähnen wir nur einige diesbezügliche: so hat schon HICKSON (22) über den durch die langen Wimpern der Siphonoglyphe (Schlundrinne) nach dem Inneren der Polypen von *Alcyonium* erzeugten Strom berichtet, während durch die kürzeren der übrigen Schlundteile ein nach außen führender Strom entsteht; KOROTNEFF (28) hat bei *Veretillum* über einen konstanten Wasserwechsel berichtet, der durch die längs der Ränder der zwei Mesenterien angebrachten Geißelzellenwülste hervorgebracht wird; weiter hat HICKSON (23) angegeben, daß die Cilien der Schlundrinne bei *Alcyonium* eine Strömung des Wassers vom Munde nach der Leibeshöhle erzeugen; der Strom gelangt nach den sechs ventralen Mesenterien, welche ebenfalls flimmern, nach abwärts, und steigt dann auf den beiden dorsalen Filamenten nach oben. PARKER (36) hat bei *Metridium* sichergestellt, daß an den Siphonoglyphen die Cilien von außen nach innen schlagen, wodurch ohne Unterschied indifferente Körperchen wie auch schädliche und Nahrungspartikel in die Leibeshöhle gelangen; demgegenüber wird der auf den Lippen (und übrigen Partien des Schlundrohres) in der Norm von innen nach außen gerichtete Strom umgekehrt, wenn ein Nährkörper mit den Lippen in Berührung kommt; an den Tentakeln geht konstant der Cilienstrom von der Basis zur Spitze (von da werden die Nahrungskörper durch Kontraktion des Tentakels in den Mund befördert). Nach DELAGE (4) wird die Gastralhöhle des Polypen in der Ruhe von einem fortwährenden Wasserstrom durchspült: derselbe fließt entlang des Siphonoglyphs ein und längs des Dorsalrandes aus (die Cilien des ersteren schlagen in der entgegengesetzten Richtung wie diejenigen der dorsalen Enteroidrinnen); da die dorsalen Enteroide bis vom Boden der Gastralhöhle entspringen, muß auch der aufsteigende Strom von da beginnen, obwohl die Siphonoglyphscilien nur bis zum Pharynx sich betätigen. Nach PRATT (45) hat GARDINER

bei seinen Versuchen mit Rußverteilung im Seewasser, wo lebende *Sarcophytum*-Kolonien sich befanden, Einatmungsströme bei den Siphonozooiden sichergestellt; nach einer gewissen Zeit wurden die Partikel von den Autozooiden und in einigen Fällen auch von den Siphonozooiden herausbefördert (wodurch die Möglichkeit einer Stromumkehr innerhalb der Kolonie bewiesen ist). Duerden (15) berichtet von regelmäßiger Wasserzirkulation im Cölenteron des Korallentieres *Siderastrea*; weiter erwähnt er (16), daß bei Abwesenheit von Nahrungsstoffen die Cilien des Thestomodaeums überwiegend nach außen schlagen: unter dem Einfluß von Nahrungspartikeln wird ein „inhalent stomodaeal current" erzeugt, und wenn ein solcher zustande kommt, bleibt er bestehen, auch wenn die Partikeln dann keinen Nahrungswert besitzen; diesem Berichte könnte man entnehmen, daß eigene Respirationsströme, wahrscheinlich regulierbare, bei den Korallen vorkommen. — In seiner zusammenfassenden Abhandlung führt Hickson (24) die beiden „dorsalen" Mesenterialfilamente der Anthozoen als ausschließlich respiratorische Einrichtungen an (gegenüber den sechs „ventralen"): der von ihnen gegen das Stomodaeum gerichtete Wasserstrom ist demjenigen, der von der Siphonoglyphe (an der ventralen Seite des Stomodaeums) erzeugt wird, entgegengerichtet, aber auch der letztere (s. oben) ist von respiratorischer Bedeutung (p. 333).

Nebstdem besitzen auch sonstige (Massen-)Bewegungen der Korallentiere eine respiratorische Bedeutung, doch liegen hier spärliche spezielle Untersuchungen vor (s. aber die Hexacorallien). Von Nutting (35) wird über die abwechselnden Kontraktionen und Ausbreitungen der Stämme bei den Kolonien von *Ptilosarcus quadrangularis* berichtet, wodurch der Wasserwechsel durch die terminalen Oeffnungen bewirkt wird; auch die Polypen und Zooide nehmen Wasser auf; das erektile Gewebe kann dadurch mächtig ausgebreitet werden und wird durch zirkuläre Muskeln wieder ausgepreßt. Kükenthal (29) sah im künstlich sauerstoffarm gemachten Wasser *Alcyonium*-, *Pteroeides*-, *Eunicella*-Kolonien stark anschwellen (durch erhöhte Wasseraufnahme). Bei Musgrave (33) findet man Angaben über die Oeffnungen und peristaltischen Bewegungen (Zirkulationsbewegungen?) bei den Kolonien von *Pennatula*, *Pteroeides*, *Virgularia* und *Anthoptilum*.

Bei den kolonienbildenden Anthozoen kann man gewisse Differenzierungen der einzelnen Polypen auch in betreff des (respiratorischen?) Wasserstromes verzeichnen: so bilden nach Carlgren (12) bei allen stockbildenden Alcyonarien die Individuen ihren ventralen, von der Stockachse abgewendeten Teil und dessen Schlundrinne stärker aus (vielfach sind die dorsalen Schlundrinnen und deren Richtungsmesenterien ganz verschwunden). Bei den Pennatuliden und Gorgoniden, wo die Individuen polymorph sind, kommen noch mehr spezialisierte Einrichtungen für den Wasserstrom vor, indem besondere Polypen das Einziehen des Wassers übernommen haben. Nach Jungersens (25) Ermittelungen bei *Pennatula* besorgen die sämtlichen gewöhnlichen Zooide die Wasserzufuhr der Kolonie, während die Wasserabfuhr im Jugendstadium der Stöcke nur das Terminalzooid, später die Scheitelzooide verrichten.

Das kriechende *Polyparium ambulans* ist nach Korotneff (27) durch mächtig entwickelte Transversalmuskeln (gegenüber den Längs-

muskeln) ausgezeichnet: durch ihre Tätigkeit wird eine Verlängerung des Körpers bewirkt und der Gastralraum erweitert bei gleichzeitiger Verengerung der Zwischenfächer, so daß Wasser durch die Mundkegel einströmt (die Transversalmuskeln ragen nicht wie sonst in die Zwischenfächer, da durch ihre Kontraktion die Gastralräume verschlossen würden); ohne Zweifel wird dadurch nebst der Nahrungszufuhr auch die Respiration des lebhaften Tieres gefördert. — Auch die Tentakel können rhythmisch behufs Zuführung frischen Wassers bewegt werden, wie es HAACKE (20) bei den Polypen von *Xenia* in einem kleinen, während der Ebbe über den Meeresspiegel erhobenen und von der Sonne stark erwärmten Tümpel beobachtet hatte. Nach KELLER (26) führen bei *Xenia umbellata* der Rand der Mundscheibe und die Tentakel rhythmische Kontraktionen aus nach Art der Medusenschirme.

Bei der im Kommensalismus mit der Gephyree *Aspidosiphon* lebenden *Heteropsammia cochlea* ist für die Madrepore die durch den Wurm verrichtete Lokomotion der Schale oder Röhre augenscheinlich Lebensbedingung (BOUVIER, 11).

Bei den Hexacorallien (Zoantharien) kommt ohne Zweifel ebenfalls der durch Flimmerbewegung erzeugten Strömung eine respiratorische Bedeutung zu. In der Ruhe wird bei den Actinien (DELAGE, 14) an den Tentakeln eine von ihrer Basis zum Gipfel, am Peristom von innen nach außen, an den Siphonoglyphen von außen nach innen gerichtete Strömung beobachtet; es entsteht also eine kontinuierliche Zirkulation in der Gastralhöhle (nach VIGNON kann durch verschiedene Stoffeinwirkungen auf der inneren Peristomfläche, wo in der Ruhe kein regelmäßiger Cilienschlag vorkommen soll, ein Inhalations- oder auch ein Exhalationsstrom ausgelöst werden). — Aber es besteht hier keine respiratorische Einrichtung des dorsalen Paares der Mesenterialfilamente wie bei den Alcyonarien (HICKSON, 23, p. 369).

Der längs des Siphonoglyphs entstehende Inhalationsstrom bewirkt nach CHILD (13) wahrscheinlich auch die Spannung der Körperwand von *Cerianthus*. Die endodermalen Cilien bedingen dann den Wasserwechsel in den einzelnen Mesenterialkammern. Auch die Mesenterialfilamente sind mit eigenen Flimmerstreifen ausgestattet, die hauptsächlich die Nahrung durchmischen und weiterbefördern, aber zugleich auch respiratorisch tätig sein können (BIEDERMANN, 4). — Bei den freischwimmenden Arten (VERRILL, 50: der Cerianthide *Dactylactis viridis*) ist der Wasserwechsel allerdings erleichtert. — Die Minyadiden leben pelagisch, mit den Mundöffnungen nach unten gekehrt, indem ein mit sezerniertem Gas gefüllter Raum des „pedal disc“ die Kolonie an der Meeresoberfläche erhält (HICKSON, 24, p. 377).

Ueber die Ausdehnungs- und Zusammenziehungsbewegungen der Actinien in Beziehung zur Ebbe und Flut sowie dem Sauerstoffgehalt des Wassers haben PIÉRON (37—44) und BOHN (7—10) viele Beobachtungen angestellt. Nach dem letzteren soll *Actinia equina* und *Sagartia erythrochila* in sehr sauerstoffarmem Wasser ausgestreckt sein, während bei ausgiebiger Sauerstoffzufuhr Einstülpung erscheint. Allerdings werden die Reaktionen noch durch andere Reize kompliziert, insbesondere durch Licht- oder Dunkeleinwirkungen (sowie durch die angebliche Kohlensäureassimilation).

Nach PIÉRON ist der Sauerstoffgehalt des Wassers der hauptsächlichste Faktor, welcher die Entfaltung oder die Einstülpung von *Actinia equina* bedingt; durch die

Einstülpung soll sich aber auch das Tier vor der Asphyxie schützen, indem dadurch die Lebensäußerungen vermindert werden. *Tealia felina* füllt sich beim Sauerstoffmangel den Fuß stark mit Wasser und berührt die Wasseroberfläche, wo sie durch die dünne Haut desselben zu atmen scheint. Auch *Actinia equina* soll sich unter solchen Verhältnissen loslösen. Oft wird sie am Wasserspiegel angetroffen, zum Teil auch in die Luft ragend. Im hermetisch verschlossenen Gefäße werden die Actinien völlig eingestülpt und scheiden um sich eine starke Schleimschicht herum. In anderen Arbeiten aber scheint der Autor eher den mechanischen Einflüssen die Hauptbedeutung zuzuschreiben. S. auch bei WINTERSTEIN (55).

Ueber die Gaswechselverhältnisse bei Symbiose zwischen Algen und Actinien (braune algenhaltige sowie ungefärbte algenfreie *Aiptasia diaphana*, algenhaltige *Aiptasia saxicolata* und *Anemonia sulcata*) hat neuerdings TRENDELENBURG (49) eingehende Versuche veröffentlicht, die dargetan haben, daß die Algen nicht nur dem Tiere, sondern auch noch dem umgebenden Wasser reichlich Kohlensäure entnehmen und große Mengen von Sauerstoff in das Wasser ausscheiden; über die Bewegungserscheinungen der betreffenden Tiere, insbesondere auch im Lichte und im Dunkeln, wird in dieser Arbeit leider nicht berichtet. (S. auch dieses Handbuch, 4.)

Bei der Symbiose von *Adamsia palliata* mit *Eupagurus Prideauxii*, *A. Rondeletii* mit *E. bernhardus* usw. entsteht unter anderem dem Cölenteraten auch der Vorteil des raschen Wasserwechsels.

Die periodische starke Füllung des Körpers und der Tentakeln mit Wasser ermöglicht ebenfalls eine Versorgung mit Sauerstoff und Abgabe von Kohlensäure. (S. auch PÜTTER, 46.)

d) Ctenophoren.

Die Ctenophoren besitzen in ihren durch die Tätigkeit der Ruderplättchen bedingten Lokomotionsbewegungen (mit dem Munde voran) günstige Verhältnisse für die Erneuerung des äußeren Mediums; bei den Cestiden kommen außerdem schlängelnde Allgemeinkrümmungen des bandförmigen Körpers vor, aber auch sonst ermöglichen die Längs- und Querfasern der Körperwand verschiedene Aenderungen der Form; bei den Lobaten erfolgt ein rhythmisches Zusammenschlagen und Einrollen der Mundlappen (CHUN), wobei das Tier nach Art der Medusen, den aboralen Pol nach vorn gekehrt, schwimmt. Durch die Ruderplättchen und auch durch die Wimperepithelstreifen, sowie durch die Cilien des spaltförmigen Pharynx wird auf der Körperoberfläche eine Wasserströmung unterhalten. Bei den Lobaten sorgen die beweglichen Aurikeln für rasche Wassererneuerung in der Peristomgegend (DELAGE, 14, p. 745). (Ueber den regulatorischen Einfluß des Nervensystems s. BAUER, 2.)

Literatur.

Cölenterata.

1. **Baglioni, S.**, *Physiologie des Nervensystems. Handb. d. vgl. Physiol., herausg. v. Winterstein, Bd. 4 (1911), p. 58 etc.*

1a. — *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Nervensystems. Ztschr. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 428.*

2. **Bauer, V.**, *Ueber die anscheinend nervöse Regulierung der Flimmerbewegung bei den Rippenquallen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1910), p. 247.*

3. **Bethe, A.**, *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903, p. 421.*

4. **Biedermann, W.**, *Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Dieses Handbuch, Bd. 2, 1, p. 445. 484. 498.*

5. **Bigelow, R. P.**, *Notes on the physiology of Caravella maxima Haeck. J. Hopkins Univ. Circul., Vol. 10 (1891), p. 90. (Neap. Jahrb., 11.)*

6. **Billard, A.**, *Les mouvements spontanés et provoqués chez les Hydroïdes. Bull. Inst. gén. Psych. Paris, T. 2; N. J. 1905, p. 9.*
7. **Bohn, G.**, *De l'influence de l'oxygène dissous sur les réactions des Actinies. Quelques remarques à propos des communications de M. Piéron. Compt. rend. Soc. Biol., T. 64 (1908), p. 1087.*
8. — *Les facteurs de la rétraction et de l'épanouissement des Actinies. Compt. rend. Soc. Biol., T. 64 (1908), p. 1163.*
9. — *L'épanouissement des Actinies dans les milieux asphyxiques. Ebenda, T. 65 (1908), p. 317.*
10. — *Comparaison entre les réactions des Actinies de la Méditerranée et celles de la Manche. Ebenda, Bd. 68 (1910), p. 253.*
11. **Bouvier, E. N.**, *Le commensalisme chez certains Polypes madreporaires. Ann. des Sc. nat., (7) T. 20 (1895), p. 1.*
12. **Carlgren, O.**, *Beobachtungen über die Mesenterienstellung der Zoantharien nebst Bemerkung über die laterale Symmetrie der Anthozoen. Festskrift Lilljeborg Upsala, 1896, p. 147. (Neap. Jhb.)*
13. **Child, C. M.**, *The rôle of water-pressure in regeneration. Biol. Bull. Woods Holl, Vol. 7 (1904), p. 266. (Neap. Jhb., 1904.)*
14. **Delage, Y.**, et **Hérouard, E.**, *Traité de zoologie concrète. T. 2, 2. Les Coelentérés, Paris 1901.*
15. **Duerden, J. E.**, *The coral Siderastrea radians and its postlarval development. Public. Carn. Inst. Washington, No. 20, 1904. (Neap. Jhb.)*
16. — *The rôle of mucus in corals. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 49 (1906). (Neap. Jhb.)*
17. **Eimer, T.**, *Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht, Tübingen 1878.*
18. **Fewkes, W.**, *Zoological excursions. 1. New Invertebrata from the coast of Calif. Bull. Essex Inst., Vol. 21 (1889). (Neap. Jhb., 1890.)*
19. **Fowler, G. H.**, *Hydromedusae in Ray Lankaster Treatise on zoology, Vol. 2, p. 40.*
20. **Haacke, W.**, *Zur Physiologie der Anthozoen. Zoolog. Garten, Jhg. 27 (1886), p. 284.*
20a. **Hadži, J.**, *Vorversuche zur Biologie von Hydra. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org., Bd. 22 (1906), p. 39.*
21. **Hase, A.**, *Ueber eine eigentümliche Bewegungsform (Pulsation) des Körperschlauchs bei Hydra. Zool. Anz., Bd. 35 (1910), p. 56.*
22. **Hickson, S. J.**, *On the ciliated groove (siphonoglyphe) in the stomodaeum of the Alcyonarians. Phil. Trans., Vol. 174 (1883), p. 693—705.*
23. — *The anatomy of Alcyonium digitatum. Quart. Journ. micr. Sc., (2) Vol. 37, p. 343.*
24. — *Coelenterata and Ctenophora. Cambr. Nat. History, Vol. 1 (1906), p. 245.*
25. **Jungersen, H. F.**, *Ueber Bau und Entwicklung der Colonie von Pennatula phosphorea. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 47 (1888), p. 626.*
26. **Keller, C.**, *Untersuchungen über neue Medusen aus dem Rothen Meere. Ebenda, Bd. 38 (1883), p. 621.*
27. **Korotneff, A.**, *Zwei neue Cölenteraten. Ebenda, Bd. 45 (1887), p. 468.*
28. — *Zur Anatomie und Histologie des Veretillum. Zool. Anz., Bd. 10 (1887), p. 387.*
29. **Kükenthal, W.**, *Beobachtungen an einigen Korallentieren des Adriatischen Meeres. Aus der Natur, Jhrg. 5 (1909), p. 321.*
30. **Loeb, J.**, *The dynamics of living matter, 1906, p. 87.*
31. **Mark, E. L.**, *Report on the dredging operations of the west coast of centr. Amer. 24. Prelim. Rep. on Branchiocerianthus urceolus, a new type of Actinian. Bull. Mus. Harw. Coll., Vol. 32 (1898), p. 147.*
32. **Milne-Edards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2, Paris 1857, p. 3 etc.*
33. **Musgrave (Pratt), E. M.**, *Experimental observations on the organs of circulation and on the powers of locomotion in Pennatulids. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 54 (1909), p. 443.*
34. **Nussbaum, M.**, *Ueber die Teilbarkeit der lebenden Materie. II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29 (1887).*
35. **Nutting, C. C.**, *Alcyonaria of the Californian coast. Proceed. U. S. Nation. Mus., Vol. 35 (1909), p. 681. (Nach Neap. Jhb., 53.)*
36. **Parker, G. H.**, *The reactions of Metridium to food and other substances. Bull. Mus. Harv. Coll., Vol. 29 (1896), p. 107.*
37. **Piéron, H.**, *De l'influence réciproque des phénomènes respiratoires et du comport. chez certaines Actinies. Compt. rend. Ac. Sc., T. 147 (1908), p. 1407.*
38. — *De l'influence de l'oxygène dissous sur le comportement des invertébrés marins.*

1. *Quelques recherches préliminaires sur les besoins respiratoires en milieu clos. Ebenda, T. 64 (1908), p. 64.*
39. **Piéron, H.**, *id. 2. Quelques moyens de défense contre l'asphyxie. Ebenda, p. 955.*
40. — *id. 3. Des rhythmes engendrés par une variation périodique de la teneur en oxygène. Ebenda, p. 1020.*
41. — *id. Du rôle à attribuer à l'oxygène dans la réaction des Actinies aux marées. Ebenda, p. 1061.*
42. — *id. 5. Quelques observations complémentaires sur Actinia equina. Ebenda, p. 1161.*
43. — *La rythmicité chez Actinia equina. Ebenda, T. 65 (1908), p. 726.*
44. — *Des réactions de l'Actinia equina à la désoxygénation progressive du milieu. Ebenda, T. 66 (1909), p. 625.*
45. **Pratt, E. M.**, *The Alcyonaria of the Maldives. Part II. Fauna Geogr. Maldive Loccad. Archip. Cambr., Vol. 2 (1903), p. 503. (Nach Neap. Jhb., 23.) (Siehe 33.)*
46. **Pütter, A.**, *Die Ernährung der Wassertiere durch gelöste organische Verbindungen. Pflüg. Arch., Bd. 137 (1911), p. 617.*
47. **Romanes, G. J.**, *Jelly-fish, star-fish and sea-urchins, being a research on primitive nervous system, London 1885.*
48. **Terry, O. P.**, *The production by hydrogen peroxide of rhythmical contractions in the marginless bell of Gonionemus. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 24 (1909), p. 117.*
49. **Trendelenburg, W.**, *Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Alge und Tier. Arch. f. Physiol., 1909, p. 42.*
50. **Verrill, A. E.**, *Description of new American Actinians, with crit. notes on other species. Am. J. Sc., (4) Vol. 16 (1898), p. 493. (Neap. Jhb., 15.)*
51. **Weismann, A.**, *Beobachtungen an Hydroidpolypen. Zool. Anz., Bd. 4 (1881), p. 61.*
52. **Williams T.**, *On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Ser. 2 Vol. 12 (1853), p. 245.*
53. **Wilson, E. B.**, *The heliotropism of Hydra. Amer. Naturalist, Vol. 25 (1891), p. 413.*
54. **Winterstein, H.**, *Wärmelähmung und Narkose. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 329.*
55. — *Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. Dieses Handbuch, Bd. 1, (1912), 2, p. 43.*
56. **Woltereck, R.**, *Ueber die Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Zool. Jahr.-ber., Suppl.-Bd. 7 (1904), p. 347.*

IV. Würmer.

Allgemeines.

Bei den Würmern fehlen oft sowohl spezielle Atmungsorgane, als auch spezielle Atembewegungen. Der Gaswechsel wird hauptsächlich durch die Haut vollführt, welche zuweilen zu diesem Zwecke zart ausgebildet ist und die Gefäße zur unmittelbaren Nähe an das äußere Medium herantreten läßt. Es kann aber nicht nur die ganze äußere Oberfläche überhaupt der Respiration dienen, sondern es pflegen auch lokalisierte respiratorische, durch differenzierte Struktur sich auszeichnende Hautbezirke als Atemfelder aufzutreten. Durch Bewimperung der Körperoberfläche wird bei vielen Würmern für die Erneuerung des äußeren Mediums gesorgt; auch dort, wo nicht mehr die ganze Oberfläche des Körpers ein kontinuierliches Wimperkleid besitzt, pflegen wenigstens die speziellen Atemorgane in ihrer ganzen Ausdehnung oder wenigstens an geeigneten Stellen mit Cilien versorgt zu sein (zuweilen befinden sich Wimperwülste in der Nähe der Respirationsorgane, zu denen durch ihre Tätigkeit frisches Wasser geführt wird). Sonst wird durch Lokomotions- oder bei den festsitzenden Würmern durch Ausstreckungen des sehr beweglichen, mit einer Tentakelkrone besetzten Vorderkörpers die Wassererneuerung durchgeführt, oder es kommen spezielle,

sogar rhythmisch sich einstellende Atembewegungen vor. Es kann während sonstiger Ruhe des Tieres der z. B. durch Saugnäpfe partiell festgeheftete Körper in toto pendelartige, schaukelnde Bewegungen vollführen, oder es kommen undulatorische, oscillierende, von vorne nach hinten sich fortpflanzende Bewegungen vor, oder man trifft, z. B. bei den Röhrenwürmern, abwechselnde partielle Verdickungen und Verengerungen des Körpers usw.; diese Atembewegungen lassen sich oft scharf von den Lokomotionsbewegungen unterscheiden.

Die respirierende Körperoberfläche wird oft durch sehr mannigfaltig ausgestaltete Hautanhänge vergrößert, welche Ausstülpungen der Leibeshöhle (sogenannte Lymphkiemen) oder Blutgefäße (sogenannte Blutkiemen) enthalten; durch allgemeine (Wimper- oder grobe Körperbewegungen) oder spezielle (z. B. durch bewegliche blattartige Hilfsorgane erzeugte) Bewegungen wird die Erneuerung des äußeren Mediums gesichert. Zuweilen können die Respirationsorgane eingestülpt oder in toto eingezogen werden.

Sehr verbreitet und zuweilen hochausgebildet ist die Atmung durch die Verdauungsröhre; dieselbe ist oft in ihrem proximalen oder distalen Abschnitte dieser Funktion gemäß durch spezifische Bildungen angepaßt (verschiedene „ösophageale Organe“, „anale Blasen“, Anhänge des Enddarmes: Kiemenanhänge etc.); sonst kann aber auch ein beständiger Wasserstrom als Atemstrom durch die Verdauungsröhre geleitet werden, wobei auch als spezielle Anpassung eine „Atemrinne“ auftreten kann. Die Wassererneuerung wird entweder durch Schluckbewegungen, periodische Analbewegungen, oder auch durch Flimmertätigkeit vollführt. Es erscheinen auch zuweilen rhythmische Bewegungen, die lebhaft an ähnliche Erscheinungen bei anderen Typen erinnern. Auch „Luftatmung“ (wohl hauptsächlich zur Sauerstoffbereicherung der aufgenommenen Wassermenge) tritt bei gewissen Würmern auf.

Bei niederen Würmern wird zuweilen auch dem Exkretionssystem, insbesondere gewissen Abschnitten desselben, wo durch spezielle, sogar rhythmische Bewegungen der Flüssigkeitswechsel unterhalten wird, partielle respiratorische Tätigkeit beigelegt.

Spezielles.

1. Plathelminthes.

a) Turbellarien.

Der Gaswechsel der Körperoberfläche wird durch Wimperbekleidung gefördert, welche besonders bei den größeren Arten und bei Landformen im Dienste der Respiration eine wichtige Stelle einnimmt. Zugleich wird auch die kriechende Lokomotion ausgeübt, während bei den größeren Arten auch allgemeine Wellenbewegungen des ganzen Körpers, der seitlichen Lappen des Vorderkörpers usw. bei der dadurch bewirkten raschen Lokomotion für günstige Gaswechselverhältnisse sorgen. Auch der Darmkanal wird wohl teilweise den Gaswechsel verrichten (s. z. B. v. Graff, 37); bei *Leptoplana* (s. Gamble, 35) wird der Nahrungsinhalt desselben reichlich mit Seewasser vermengt durch Peristaltik in die blinden Darmsäcke und von da wieder zurück in die Darmröhre verschoben; außerdem ist das Epithel der letzteren bewimpert. (Pereyaslawzewa [54] berichtet, daß [hungernde] Tiere von *Aphanostoma* durch den Mund viel Wasser aufnehmen und dadurch den Körper

stark auftreiben und dasselbe wieder durch den Mund ausstoßen.) — Gamble (35) führt die Papillen von *Thysanozoon brocchii* — mit Auswüchsen der Darmäste versehen — als Respirationsfläche vergrößernde Einrichtungen an (obwohl größere Formen von Pseudoceriden derselben entbehren). Ueber die Zooxanthellen s. Biedermann (dieses Handb., Bd. 2, 1).

b) Trematoden. Cestoden.

Diese beiden parasitisch lebenden Ordnungen besitzen eine dicke Cuticula ohne Wimperbekleidung. Ihre Gaswechselbedürfnisse werden größtenteils sehr gering sein, da sie oft sogar unter anaëroben Bedingungen, wohl in hohem Grade also anoxybiotisch leben (s. dieses Handb., Bd. 2, 2); allerdings werden manche, die in den Atemorganen ihrer Wirte sich aufhalten usw., wahrscheinlich sauerstoffbedürftig sein.

Bei den Trematoden kommt nur bei den frei im Wasser schwimmenden Larven Bewimperung vor (z. B. junge Larvenstadien von *Polystomum, Diplozoon*); bei den Cestoden ebenfalls (z. B. *Bothriocephalus*). Soweit die Trematoden, insbesondere die Polystomeen, auf den Kiemen von Crustaceen, Fischen, Froschlarven usw. leben, wird durch die Atembewegungen des Wirtes für die Wassererneuerung auf ihrer Körperoberfläche gesorgt, bei den auf der Haut des Wirtes angesaugten durch die Lokomotionen desselben.

Inwiefern das Wassergefäßsystem mit den darin schwingenden Cilienbüscheln (sogenannte Flimmerläppchen, Wimperflammen) nebst der exkretorischen Tätigkeit ebenfalls eine respiratorische Bedeutung haben könnte, läßt sich schwer bestimmen. Man könnte glauben, daß in dieses Kanalsystem Wasser von außen eingesogen und wiederum herausbefördert wird (Lang, 46).

c) Nemertinen.

Sie besitzen, sofern bei ihnen die Metamorphose vorkommt, bewimperte (Pilidium-)Larven; auch sonst fördert die Bewimperung der Körperoberfläche den Gaswechsel.

Insbesondere den Wimperkanälen der sogenannten „Seitenorgane" hat Hubrecht (42—44) eine spezielle respiratorische Tätigkeit zugesprochen, indem sie das sauerstoffreiche Seewasser in die Nähe des hämoglobinhaltigen Nervengewebes führen sollen; die „Kopfspalten", die (bei Paläonemertinen) kleine Grübchen, oft noch mit zuleitenden Wimperrinnen der äußeren Haut verbunden, vorstellen, sind bei *Polia* und den Hoplonemertinen vertieft und bei den Schizonemertinen dringen sie als kanalartige Spalten weit in das Seitenorgan; durch einige Experimente hat Hubrecht den Nachweis zu erbringen versucht, daß die „Kopfspalten" als Respirationsorgane die Quantität des zum Gehirn strömenden Seewassers regulieren, je nach dem größeren oder geringeren Sauerstoffgehalte des letzteren. Gegen diese Annahme hat sich Dewoletzky (24, 25) gewendet und die flimmernden Hauteinstülpungen, welche bei den verschiedenen Tiergruppen vorkommen und zuweilen wirklich eine enge Beziehung zum zentralen Nervensystem besitzen, eher als eine Art von Rezeptoren gedeutet, welche die Beschaffenheit des umgebenden Mediums prüfen sollen. — Bürger (15), welcher sich von dem fortgesetzten Eindringen des Wassers in die Cerebralorgane bei kleineren Metanemertinen überzeugt haben will (mittels Karminkörnchen), bedingt durch reiche Cilienentwicklung, neigt derselben Ansicht zu (s. dieses Handb., Phys.-chem. Ersch. d. Atmung, p. 63).

Williams (75) hat den Divertikeln der Verdauungsröhre, welche regelmäßig im Körper verteilt sind, respiratorische Bedeutung zugeschrieben.

Der mündlichen Mitteilung meines Freundes, des bekannten Forschers über Süßwasserwürmer, E. Sekera, verdanke ich den Hin-

weis auf spezielle Atembewegungen der Süßwassernemertine *Prostoma* (*Stichostemma*) *graecense* (richtig *gratzense*); die Würmer sollen mit Vorliebe zusammenkriechen und sich parallel aneinanderlegen, wobei sie dann ununterbrochene rhythmische Wellenbewegungen ihrer Hinterkörper aufweisen. — Ueber die Schwimmbewegungen vermittelst lateraler Schwingungen des Schwanzes s. bei SHELDON (65, p. 114). — WILSON (76) soll über Atemverhältnisse bei Cerebratulus berichten (zit. nach Neap. Jhb.).

2. Rotatorien.

Die Gaswechselverhältnisse sind bei den oft sehr kleinen Dimensionen dieser Tiere sehr günstig. Die ausgiebige, durch das mächtig bewimperte Räderorgan bewirkte Wasserströmung dient zugleich der Nahrungszufuhr, der Lokomotion und der Respiration. COSMOVICI (21) aber hält auf Grund seiner Beobachtungen bei *Philodina* das Räderorgan nur für eine Lokomotions- und Respirationseinrichtung, da die Nahrungsteilchen durch dasselbe abgestoßen werden sollen; der Nahrungszufuhr soll der sogenannte Kauapparat dienen. Durch den letzteren wird aber beständig Wasser in den Darmkanal (der fast in ganzer Länge mit Cilien besetzt ist) aspiriert, so daß auch auf diese Weise der Gaswechsel gefördert wird. Nach DELAGE-HÉROUARD (23) dient der präorale Ring speziell der Erzeugung des Nahrungsstromes, der postorale der Lokomotion.

Das Kopfende kann überhaupt, da es mit einer dünner Haut und auch einem starken Zufluß des inneren Mediums ausgestattet ist, dem Gaswechsel dienen. Auch dem Wassergefäßsystem könnte man eine gewisse respiratorische Betätigung zumuten. Insbesondere aber hat man oft die kontraktile Blase als Atmungsorgan betrachtet; diese Blase besteht aus einer feinen Haut, die durch ein System von äußerst zarten Muskelfasern umspannt ist, welche ihr Lumen bei der sehr raschen plötzlichen Kontraktion für einen Augenblick fast völlig verschwinden lassen, während die Erweiterung langsamer vor sich geht. Bei *Lacinularia* hat LEYDIG (47) angegeben, daß in die Blase durch die Kloake Wasser eingesaugt wird, behufs Respiration; auch COHN (17, 18) berichtet, daß bei *Conochilus volvox*, wo zwei hintereinander liegende kontraktile Blasen vorkommen, und bei *Brachionus militaris*, wo die Blase aus zwei Kammern besteht, welche sich abwechselnd zusammenziehen, dadurch das Wasser von außen in den Körper eingepumpt wird. HUDSON (45) spricht ebenfalls von der respiratorischen Tätigkeit der kontraktilen Blase (im Vergleiche mit den Exkretionskanälen, die exkretorische Tätigkeit besitzen).

Aber ECKSTEIN (27) konnte sich bei seinen Untersuchungen von der abwechselnden Einsaugung und Ausstoßung durch die kontraktile Blase nicht überzeugen. — Bei *Atrochus tentaculatus*, wo kein Räderorgan anwesend ist und wo man am ehesten die respiratorische Tätigkeit der kontraktilen Blase erwarten sollte, ist dieselbe nach WIERZEJSKI (74) zuweilen mit denselben Algen gefüllt wie der Darm.

Bei *Philodina* gibt wiederum COSMOVICI (21) an, daß die kontraktile Blase nicht nur die Mündungen der Exkretionskanäle, sondern auch das Endstück des Darmkanals enthält: da sie aus dem Darmkanale beständig Wasser entleert, soll sie ebenfalls als Respirationsorgan von Bedeutung sein. — DELAGE-HÉROUARD (23) führt an, daß bei einigen Arten die Tätigkeit der kontraktilen Blase so ausgiebig ist, daß in nicht einmal 10 Minuten ein dem Körpervolumen gleiches Quantum von Wasser ausgeschieden wird. Es ist wahrscheinlich, daß dieses Wasser osmotisch durch die Darmwandungen in die Leibeshöhle gelangt und in reichlicher Menge die Gaswechselbedürfnisse decken kann. Auch HARTOG (38) (nach dessen Angabe die Blase im expandierten Zustande $^1/_3$ des Durchmessers des ganzen Tieres bei Bdelloiden erreichen kann und dreimal in der Minute sich entleert) erkennt die respiratorische Tätigkeit des „Renalorgans" an.

3. Gastrotrichen.

Bei den Gastrotrichen, die mit (dorsal stachelbesetzter) Chitincuticula bedeckt sind, bewirken die ventralen Cilienreihen einen beständigen Wasserstrom längs der Bauchfläche; die Mundflagellen befördern zeitweise die Nahrungspartikel in die Mundöffnung (oder entfernen andere Partikel von derselben), aber außerdem kommen starke Stoßbewegungen des Mundringes vor, wodurch ein Wasserstrom in das vergrößerte Lumen des Oesophagus hineingezogen wird: die Erweiterung läuft dann schnell als Welle durch den ganzen Vorderdarm, und wenn sie am verdickten Hinterende desselben anlangt, ist das Vorderende noch nicht völlig geschlossen (Stokes spricht von „schnappenden“ Oesophagusbewegungen bei *Chaetonotus* und *Dasydytes*); außer den Bewegungen der Mitteldarmwand, durch welche der Nahrungsinhalt hin und her geschoben und endlich in den Enddarm befördert wird, erscheinen nach Zelinka (77) selbständige, oft einseitig zuckende Kontraktionen der Darmröhre und größere Formveränderungen; insbesondere aber könnte man der folgenden Erscheinung eine respiratorische Bedeutung kaum absprechen: wenn die Nahrungsreste im Enddarme angelangt sind, wird plötzlich viel Wasser verschluckt und dadurch der ganze Darm weit ausgedehnt, blasig und hell. (S. auch Delage-Hérouard, 23, p. 232.)

4. Chaetognathen

zeichnen sich durch rasche Lokomotion aus, wodurch günstige Gaswechselbedingungen gegeben sind, bei Zartheit der oberflächlichen Körperschicht und verhältnismäßig großer Ausdehnung der Körperoberfläche.

5. Nematoden und 6. Acanthocephalen

sind parasitische, mit derber Cuticula bedeckte Würmer; ihr Sauerstoffbedürfnis wird wohl größtenteils sehr gering sein. Ueber eigentümliche rhythmische Bewegungen, die durch alternierende wellenartige Kontraktionen der beiden Körperseiten von *Nectonema* zustande kommen und das Tier im Wasser rasch verschieben, sowie über sonstige Bewegungen s. bei Shipley (67).

7. Anneliden.

Die Anneliden verrichten ihren Gaswechsel zum großen Teile durch die Haut (dieselbe pflegt oft von reichen Kapillarnetzen durchzogen zu sein) und verschiedene Anhänge derselben; es können gewisse Hautbezirke oder auch Kiemenanhänge als spezielle Atemeinrichtungen vorkommen; nebstdem ist wohl auch die Darmoberfläche zuweilen respiratorisch tätig, ja Semper (64) glaubt, daß bei den meisten Anneliden ein regelmäßiger Strom frischen Wassers in den Darm eintritt, wobei die mehr oder minder ausgebildeten Schleimhautfalten den Atemgaswechsel verrichten sollen; auch Eisig (30, 31) hält die Darmatmung für eine der ganzen Annelidengruppe in höherem oder geringerem Grade zukommende Fähigkeit, ja neben der Hautatmung für die ursprünglichste Form der Respirationstätigkeit; ähnlich wie sich die Hautatmung durch spezielle äußere kiemenartige Anhänge vervollkommnet hat, ist dies auch bei der Darmatmung der Fall gewesen. (S. auch dieses Handb., phys.-chem. Ersch. d. Atmung.)

Bei den marinen Anneliden besitzt die *Trochophora*-Larve zuerst ein gleichmäßiges Wimperkleid, welches später auf sogenannte Wimperschnüre beschränkt wird. Während der späteren Entwicklung geht diese Flimmereinrichtung größtenteils verloren; es be-

sitzen im ausgewachsenen Zustande nur wenige Anneliden ein zusammenhängendes Flimmerkleid (PAGENSTECHER, 53, führt *Spirorbis*, *Telepsavus* an); die partielle Bewimperung kommt verhältnismäßig weit öfters vor (ventral bei Nephthyden, Tubicolen, unter den letzteren bei Sabelliden reicht dieselbe auch auf den Rücken usw.); es läßt sich allerdings schwer die respiratorische und Reinigungsbedeutung derselben trennen. Oft kommt das Wimperkleid auf den verschiedenen beweglichen Fortsätzen, wie Tentakeln, Cirren, Mundpapillen usw. vor, welche im Dienste der Nahrungsaufnahme tätig sind, daneben aber wohl auch respirieren. Als unzweideutige respiratorische Hilfsvorrichtungen funktionieren solche Wimperwülste, welche sich in der Nähe der eigentlichen Atmungsorgane befinden, oder auch auf den letzteren selbst (neben und zwischen den Kiemen). Nach WILLIAMS (75, p. 407) sollen die Wimpern niemals an den eigentlichen Blutkiemen vorkommen, dagegen werden sie im allgemeinen dort, wo nicht nur das Blut, sondern auch die Leibesflüssigkeit in die Respirationsorgane eindringt, angetroffen, immer aber bei den sogenannten reinen Lymphkiemen (s. weiter unten).

Die Bedeutung der Haut als diffuses Atemorgan ist am bedeutendsten dort, wo keine speziellen Atmungsorgane bestehen: zu diesem Zwecke ist sie oft fast durchweg sehr verdünnt (z. B. bei Chaetopteriden, Nereiden, Maldaniden nach EISIG, 30), oder man findet gewisse dünne Atembezirke vor (z. B. beim *Notomastus* [Capitelliden] am Rücken usw.).

Bei den höchst mannigfaltigen Hautanhängen läßt sich ihre respiratorische Bedeutung oft schwer bestimmen (s. schon bei *Protodrilus* das angeblich respiratorisch tätige Tasterpaar, BENHAM, 5, p. 244); eingehendere experimentelle Untersuchungen sind bisher sehr spärlich. Am leichtesten kann man auf die respiratorische Tätigkeit der Körperanhänge schließen, wo dieselben dünnwandig, von groß entwickelter Oberfläche (z. B. verzweigt) und mit Flimmerhaaren besetzt sind, sowie entweder Ausstülpungen der Leibeshöhle oder Blutgefäße in Fülle enthalten; dazu können noch eigene, sogar rhythmische Bewegungen kommen, während in vielen anderen Fällen schon ihre enge Beziehung zu den Lokomotionsanhängen eine ausgiebige Erneuerung des äußeren Mediums sichert (bei den festgesetzten Röhrenwürmern ihre Anheftung an dem sehr beweglichen Vorderende). Allerdings besteht kein scharfer Unterschied zwischen den eigentlichen Lokomotionsanhängen, reizaufnehmenden Cirren und echten Kiemen; die sogenannten Elytren können durch ihre große Oberflächenentwicklung ebenfalls eine gewisse respiratorische Wichtigkeit erlangen.

Die Kiemen werden, je nachdem in denselben Ausstülpungen der Körperhöhle oder Blutgefäße vorkommen, als Lymph- und Blutkiemen unterschieden (QUATREFAGES, MILNE EDWARDS [50a] branchies lymphatiques et sanguifères ou vasculaires). S. auch dieses Handb., phys.-chem. Ersch. d. Atmung. Diese Kiemenanhänge pflegen oft nur auf bestimmte, oft ganz kleine Körperabschnitte beschränkt zu sein, andersmal sind sie aber auf der Mehrzahl der Segmente entwickelt; zuweilen wächst ihre Anzahl mit dem Allgemeinwachstum, so daß erst ältere Tiere eine vollentwickelte Kiemeneinrichtung besitzen. Das Beschränktsein der Kiemenregion steht oft in deutlicher Beziehung zur Lebensweise, indem z. B. bei Anneliden,

deren Kopf im Schlamme wühlt, der hintere mit Kiemen ausgestattete Körperabschnitt im Wasser flottiert, wo aber das hintere Körperende verborgen wird, nur das Kopfende Atemorgane trägt. Oft sind die Kiemen als Anhänge der Parapodien (Errantien) oder in deren Nachbarschaft entwickelt.

a) Polychäten.

Bei den freischwimmenden Polychäten (Errantien) fördern die Lokomotionsbewegungen den Gasaustausch, während die festsitzenden Tubicolen gewöhnlich nur das vordere sehr bewegliche Körperende mit der Tentalkrone aus der Röhre hervorstrecken. Außerdem kommen hier auch spezielle Atembewegungen vor (s. weiter unten); bei den im Sande lebenden Cirratulen sind die langen fadenförmigen Kiemen, welche oberhalb den Füßen entspringen, wurmartig kontraktil und winden sich fortwährend (MILNE EDWARDS, 50a, p. 110). Die Kiemenfäden des Kopfabschnittes der Chlorhaemiden (Pherusiden) sind in den Körper zurückziehbar (CLAUS-GROBBEN, 16, p. 393).

Nach BOHN (6—11) bestehen fast bei sämtlichen marinen Anneliden spezielle Atembewegungen nebst den Lokomotions- und anderen Bewegungen; abgesehen von der Flimmerbewegung kommen auffällige Verschiebungen des äußeren Mediums durch rhythmische Oscillationen des Körpers (senkrecht auf die Unterlage) vor. „Sinusoidale“ Atembewegungen werden besonders bei den einfacheren Formen angetroffen; von den Phyllodocinen kriecht und schwimmt z. B *Eulalia* parallel mit der Unterlage, oder es erscheinen während der Ruhe senkrecht auf die Unterlage gerichtete, von vorn nach hinten sich fortpflanzende Wellenbewegungen, welche sich im Ganzen durch kleine Amplitude auszeichnen: dieselben werden von BOHN als respiratorische streng unterschieden von den (lateralen) lokomotorischen. Bei den Lycoridinen beschreibt BOHN bei den Nereiden die senkrecht auf die Unterlage zeitweise erfolgenden schwachen, auf bestimmte Körperregion begrenzten, und sowohl was die Frequenz als auch was die Amplitude betrifft, je nach der Wohnstätte und Reinheit des Wassers sich ändernden Wellen als respiratorisch, indem sonst das Tier ruhig verbleibt (die lokomotorischen Wellen verlaufen in der horizontalen Ebene, sind von hinten nach vorn oder auch umgekehrt gerichtet, von größerer Amplitude, betreffen fast die ganze Körperlänge und sind in ihrer Stärke besonders von dem mechanischen Zustande des Mediums und von der Beleuchtung abhängig). Die zwischen den Steinen lebende *Lipophile cultrifera* zeigt schwache Respirationswellen (in etwa 10 Minuten Intervallen) von 1 cm Länge in je 3 Sekunden nacheinanderfolgend; die in Schleimröhren zwischen den Algen wohnende *Praxithea irrorata* kann, wenn das Wasser zur Respiration minder tauglich wird, verschiedenartig ihre Lage in der Röhre ändern, oder sie bleibt an der Stelle und vollführt starke respiratorische Wellenbewegungen (etwa 2 cm lange Wellen in je 2 Sekunden); je enger die Röhre, um so energischer sind dieselben, und es kann dadurch ein ausgeprägter von vorne nach hinten gerichteter Strom in der Röhre entstehen; durch Kohlensäure sollen die Atembewegungen auffälliger gemacht werden. Auch bei

der an Paguren lebenden *Nereilepas fucata* kommen sehr merkliche Respirationswellen vor.

Außerdem berichtet aber EISIG (29) und nachher SAINT-JOSEPH (59—61), daß bei *Leptonereis Vaillanti* zuweilen der Rüssel ausgestülpt wird, um Luft und Wasser in die zwei dehnbaren respiratorischen Anhänge des Ventriculus aufzunehmen. Und die Phyllodociden, Syllideen und Hesioniden atmen bei ausgestrecktem Rüssel durch abwechselnde Erweiterung und Zusammenziehung des Proventriculus Luft und Wasser ein (s. noch weiter unten).

Bei den Aphroditinen findet respiratorische Undulation an der Rückenfläche statt, indem die Elytren, schuppenförmige Gebilde auf kontraktilen Stielen, als Hilfsorgane der Atmung tätig sind. Schon TREVIRANUS (71) berichtet von diesen „kleinen Schuppen, die unter der äußeren Rückenhaut in der Nähe der Seitenöffnungen des Körpers sitzen und durch eigene Muskeln auf und nieder gezogen werden" und auf diese Weise den Respirationsstrom erzeugen, dann haben HOME (41) und WILLIAMS (75, p. 405) sowie MILNE-EDWARDS (50a) die kanalartige Respirationsvorrichtung aus unzähligen feinen Borsten beschrieben, welche büschelartig den Fußbasen entspringen und sich durchkreuzend eine Art Membran über dem Rücken bilden; das Wasser kann durch die zahlreichen Spalten einströmen und fließt hinten heraus, indem die Elytren den Strom erzeugen. Nach CLAPARÈDE (PAGENSTECHER, 53) ist dieser bei *Aphrodite* schwächer als bei *Hermione*, wo bei jeder Kontraktion des Körpers unter Hebung des hintersten Elytrenpaares ein starker Wasserstrom hervorquillt, nachdem er seitlich zwischen dem Rumpf und den Elytren eingetreten und über den Rücken weg unter den Elytren durchgegangen ist. Nach WILLIAMS (75, p. 405) und QUATREFAGES (HASWELL, 40) erscheinen aber diese rhythmischen Respirationsbewegungen nur bei den Arten, wo die Rückenfläche mit einer Schicht der oben erwähnten filzigen Haarauswüchse bedeckt ist; bei *Polynoë* und verwandten Gattungen sollen nach HASWELL die Elytren völlig bewegungslos sein, wenn das Tier in der Ruhe ist. Neuerdings hat DARBOUX (22) den Respirationsrhythmus der Aphroditinen eingehend untersucht; die Hebungen und Senkungen der Elytren erfolgen von den vorderen Paaren nach hinten sukzessiv, so daß der nach hinten gerichtete Atemstrom die Lymphkiemen der Rückenfläche ausgiebig bespült (BOHN hält diese ganze Vorrichtung für die auf den dorsalen Körperabschnitt lokalisierte undulatorische Bewegung der Phyllodociden und Nereiden, durch die eigentümliche Lebensweise entstanden).

Bei den Euniciden berichtet DE SAINT-JOSEPH, daß die von Blut geröteten Kiemen von *Eunice Kinbergi* (deren Fäden vom 9. vorderen Segment an an Länge und Zahl — bis 40 — zunehmen, um distal wieder zu verkümmern) ununterbrochen rhythmisch von hinten nach vorne sich bewegen, besonders wenn das Tier munter ist.

Nach BOHN werden die von vorne nach hinten sich fortpflanzenden langen respiratorischen Wellen (neben kurzen, die zur Eingrabung in den Sand dienen) auch bei den Spioniden angetroffen. Bei den Chaetopteriden trägt z. B. *Chaetopterus variopedatus* am 13. oder 14. Segmente rings den Körper umziehenden Falten oder „Fächer", fast gleich dem Durchmesser der Wohnröhre, deren beständige rhyth-

mische Bewegungen einen Atemstrom über der Körperoberfläche erzeugen (Benham, 5, p. 324). Bei den im Sande lebenden Würmern soll der Flimmerbewegung die Hauptbedeutung für den Gaswechsel zukommen, die respiratorischen Wellenbewegungen sollen gehemmt sein; wo aber von den Würmern Gänge im Sande erbaut werden und wo die Lokomotion durch abwechselnde Verlängerung und Verkürzung gewisser Körperbezirke vollführt wird, sieht man wieder Respirationsbewegungen, und zwar „annuläre oder helicoidale“ Bewegungen vorkommen: so bei den Arenicolen, wo die Wellen sich gleichsam im Innern der Körperwand fortpflanzen und äußerlich nur durch ringförmige Erhebung kundgeben (am meisten in der Kiemenregion in beiderlei Richtung). Aehnliche Wellen, wahrscheinlich von respiratorischer Bedeutung, hat Bohn auch bei der Ophelide *Travisia forbesii* gesehen, dann bei Pectinarien u. a. Auch die aus Fremdkörpern ihre Gehäuse bildenden Terebelliden, sowie die in membranösen Röhren wohnenden Sabelliden weisen dieselben auf; außerdem werden bei denselben sowie bei den Arenicoliden, Maldaniden und Pectinarien oscillierende Rotationsbewegungen angetroffen (s. darüber und über die Lokomotionsarten ausführlich bei Bohn). Unter den Sabelliden ist es besonders *Bispira volutacornis*, wo die respiratorischen Wellen ausgeprägt sind: es bildet sich z. B. in der vorderen Abdominalgegend eine Kontraktion von vier Segmenten aus, in Form einer ringförmigen Erhebung (etwa 1 cm lang), nachher strecken sich diese Glieder wieder und die Kontraktion pflanzt sich nach hinten fort; auch von mehr distal gelegenen Bezirken kann die Wellenbildung ihren Ausgang nehmen; plötzlich wird das Hinterende etwas unruhig und es erscheinen nun Wellen, die sich von hinten nach vorne fortpflanzen, z. B. 15 Minuten hindurch (die Schnelligkeit ist groß genug, so daß in 20 Sekunden zwei Drittel des Abdomens durchwandert werden); nachher kommen wieder die von vorne nach hinten, und zwar zweimal langsamer fortschreitenden Wellen zum Vorschein.

Für die baumförmigen Kiemenorgane der Terebelliden geben Williams (75, p. 397), Milne-Edwards (50a, p. 109) abwechselnde Zusammenziehungen und Ausdehnungen dieser blutreichen Gebilde an, so daß sie blaß und wiederum rot erscheinen. Eigentümliche Zirkulationserscheinungen auch in den Kiemen hat Bohn bei *Nereis*, *Nerine* und *Arenicola* unter der Einwirkung verschiedener Reize beobachtet. Bei kleineren Terebellidenarten besitzen die beständig sich bewegenden, Leibesflüssigkeit führenden „Kopftentakeln“ ohne Zweifel respiratorische Bedeutung (Williams, 75, p. 397) (allerdings dienen sie auch der Nahrungsaufnahme). Die Kiemenbüschel der Arenicolen sowie deren einzelne Teile sind isolierter Kontraktion fähig; die Kiemen entleeren ihren Blutinhalt in den einzelnen Körpersegmenten in verschiedenen Perioden, aber häufig. Auf Berührung des Tieres werden jedoch sämtliche Kiemen in das Körperinnere eingezogen. Da die Arenicolen beständig große Mengen von Sand und Wasser verschlucken, hat auch der Gaswechsel der Verdauungsröhre bei ihnen gewiß große Bedeutung.

Die Terebelliden verlassen nach Bounhiol (12) und Bohn (8) sehr oft ihre Röhren, so nach Bohn besonders *Polymnia nebulosa*, *Lanice conchilega* u. a., und suchen sie dann wieder auf; ja auch

Amphitrite Edwardsii soll die Röhre bei hohem Wasserstande verlassen, so daß die Lokomotion hier zugleich den Gaswechsel fördert. Ueber *Amphitrite Edwardsii* gibt BOUNHIOL (12) an, daß sie nebst der diffusen Hautatmung weit ausgiebiger (bis zu $^3/_4$) durch die Kiemenorgane atmet; durch wellenartig längs des Körpers fortschreitende Verdickungen wird nach Art der Kolbenwirkung Wasser in die Röhre eingesaugt und ausgepreßt, was leicht zu beobachten ist, wenn man die Röhre durch eine gelöcherte Glasröhre ersetzt; das Tier kann sich in der Röhre leicht umwenden und soll dieselbe in der Nacht und bei hohem Wasserstande verlassen (dies ist bei *Arenicola marina* und *Audouinia tentaculata* regelmäßig der Fall). Die hohe Bedeutung der Kiemenorgane bei *Amphitrite* wird dadurch dargetan, daß das Tier dieselben niemals durch Autotomie abwirft. SAINT HILAIRE (58) berichtet über die rhythmischen Kiemenbewegungen bei *Polymnia nebulosa*, *Amphitrite rubra*, *A. variabilis*, *Lanice conchilega* (die abgeschnittenen Fühler — mit Fortsetzung der Leibeshöhle — führen lange Zeit ständig Bewegungen aus).

Die Tentalkronen der Serpuliden besitzen wahrscheinlich vorwiegende Bedeutung als Tastorgane im Dienste des Nahrungserwerbes, obgleich ihnen, wenigstens dem innersten Teile, welcher mit zahlreichen Fiederchen besetzt ist, eine gewisse respiratorische Bedeutung nicht abgesprochen wird (OERLEY, 51, 52; LÖWE, 48): zugleich wird auch die Nahrung herbeigeschafft und auch ein respiratorischer Wasserstrom in den Darm hervorgebracht (die Cilien der Verdauungsröhre, im distalen Abschnitte, fördern diesen Atemstrom, wie schon WILLIAMS angegeben hat). Die Kiemendeckel schützen einerseits die Kiemenfühler (insbesondere bei Trockenlegung des Tieres), andererseits können sie auch respiratorisch tätig sein. — Im ganzen ist aber die Atemtätigkeit der Kiemenorgane nicht wesentlich, denn nach Abschneiden derselben leben (besonders die Sabellen) die Würmer lange (*Spirographis* 7 Monate). Die flimmernde Bauchrinne dient hauptsächlich der Zufuhr von Wasser zur Haut: die Bauchhaut verrichtet einen großen Teil des gesamten Gaswechsels. Auch der Darmatmung muß eine große Rolle zugeschrieben werden (OERLEY). — BOUNHIOL (12) beschreibt die nach Ersetzen der normalen verkalkten Röhre durch eine Glasröhre zustandekommenden lebhaften Kontraktionen und Wellenverdickungen des Tieres, wobei zugleich durch Flimmerhaare des „sillon copragogue“ ein Wasserstrom erzeugt wird; zuweilen zuckt mächtig der vordere Körperabschnitt und die Tentakelkrone wird eingezogen, auch ohne besondere Reizung; in schlecht durchlüftetem Wasser soll dieselbe nach einer Phase des Zurückgezogenseins immerwährend herausgestreckt gehalten werden, bis das Tier herausfällt. Die Röhren sind größtenteils beiderseits offen; wo dies nicht der Fall ist, werden Seitenöffnungen (*Pomatoceros*) angetroffen [oder es kommen auch permeable Röhrenpartien vor (*Amphoretidae*)]. Die Tentalkrone soll unter ungünstigen Lebensbedingungen leicht autotomiert werden; BOUNHIOL schreibt ihr höchstens die Verrichtung eines Viertels des Gaswechsels zu.

Im Anschluß an die Parapodien haben von den Anneliden Lymphkiemen entwickelt einige Glyceriden (EHLERS, 28) (einfache und verzweigte, zuweilen retraktile), besonders aber die Capitelliden.

Bei den Capitelliden sind zweierlei Kiemenorgane (und zwar Lymphkiemen) entwickelt (Eisig, 30) in Beziehung zu den Parapodien des hinteren Körperabschnittes: 1) einfache Parapodkiemen, als zipfelförmige, wenig retraktile Ausstülpungen des Parapodhohlraumes oder des Hakenwulstes, und 2) verzweigte Parapodkiemen („Kiemen"), bei denen die Retraktilität und respiratorische Tätigkeit höher ausgebildet vorkommt. Beim *Notomastus* werden diese dünnwandigen taschenförmigen Ausbuchtungen der Leibeshöhle abwechselnd mit Blut gefüllt und wieder entleert; bei *N. profundus* können diese bis 1 mm langen Schläuche vollkommen in die Leibeshöhle eingezogen werden, durch die Tätigkeit von besonderen Kiemenretraktoren, wonach die Ausstülpung durch den Druck der Blutwelle besorgt wird; außerdem sollen auch die Hakentaschen selbst den Gaswechsel verrichten, sowie die Haut, welche am Rücken so verdünnt ist, daß das Blut als roter Streifen durchschimmert; endlich dienen auch die rhythmischen Ausstülpungen und Zurückziehungen des dünnwandigen bis zu tiefroter Farbe mit Blut gefüllten Rüssels nicht nur der Lokomotion, sondern auch der Respiration, und auch der Darmkanal hat am Gaswechsel einen wichtigen Anteil, da das Tier das Seewasser in großen Mengen verschlucken soll.

Beim *Dasybranchus* werden die je nach der Körpergegend oder dem Alter des Tieres mehr oder minder (bis in über 20 verschieden lange Kiemenfäden) verzweigten Kiemen durch spezielle (der transversalen Muskulatur angehörende) Retraktoren in die Nierenkammern eingezogen, was in gewissem Rhythmus geschieht (infolgedessen wurde *D. caducus* von Grube so genannt, da er die Kiemen für leicht „abfallende" Gebilde gehalten hatte); außerdem dienen die den Kiemenwandungen eingelagerten Muskelgitter zum Zusammenpressen der vom Blutdrucke ausgedehnten Kiemenfäden. Die Ausstülpung geschieht durch die propulsatorische Kraft des Hämolymphstromes, welcher trotz des Mangels der Gefäße in geregelten Bahnen verläuft; ein Stämmchen nach dem andern verschwindet auf diese Weise, um nach einiger Zeit in derselben Reihenfolge wieder zum Vorschein zu kommen; gleichzeitig wird auch die entsprechende respiratorisch tätige Hakentasche gefüllt und entleert. Die eingestülpte Kieme ist also mit Seewasser gefüllt und kommuniziert durch die Einstülpungsöffnung oder „Kiemenspalte" mit der Außenwelt. Wie ersichtlich, besitzen diese eigentümlichen Atembewegungen eine hohe ventilatorische Bedeutung.

Bei der Gattung *Mastobranchus* werden die kleineren und minder verzweigten Kiemen nicht handschuhförmig, sondern in toto in das Cölom (in die Darmkammern) aufgenommen und wieder ausgestreckt; die Retraktion bewirken gewisse der Längsmuskulatur angehörende Muskelzüge, die Ausstülpung wird durch den rhythmisch vor- und rückwärts bewegten Blutstrom vollführt; das rhythmische Atmungsspiel ist nicht so auffällig wie bei *Dasybranchus*.

Beim *Heteromastus* kommen keine retraktilen Kiemen vor; die Atmung wird einerseits durch die am Anfange des Abdomens gering entwickelten Hakentaschen und die zungenförmigen am Ende des Hinterkörpers im Bereiche der Parapodien befindlichen, rhythmisch sich füllenden und entleerenden Fort-

sätze vollführt, andererseits durch den Darm (die Haut oder richtiger der Hautmuskelschlauch ist größtenteils sehr verdickt). Auch bei *Capitella* kommt der Darmatmung hohe Bedeutung zu, nebstdem aber zugleich der Hautatmung, welche durch zeitweise erscheinende schlängelnde oder peitschenförmige Bewegungen des Hinterleibes nach Art limicoler Oligochäten (s. p. 298) gefördert wird. Eisig gibt an, daß *Capitella* durch den Mund sowie den After viel Wasser in den Darmkanal aufnimmt: der durch die sogenannte Hinterdarmrinne in den sogenannten Nebendarm führende Flimmerstrom erweist sich bei keiner der übrigen Capitellidenformen von solcher Energie wie hier; außerdem ist das Darmrinnensystem noch durch eine ösophageale, in der Schlundregion sich gabelig teilende Vorderdarmrinne ausgezeichnet.

Ueber dle Darmatmung der Anneliden überhaupt berichtet Eisig in dem Sinne, daß dieselbe besonders dort wichtig ist, wo keine spezifischen äußeren Atmungsorgane bestehen. Sowohl durch den Mund als auch durch den After wird Wasser abwechselnd aufgenommen und entleert. Außerdem soll hier auch Luftatmung vorkommen: nach Eisig werden behufs Sauerstoffspeicherung gewisse Darmanhänge oder auch Darmabschnitte selbst — besonders bei den Hesioniden, Syllideen, Phyllodociden und Nereiden — mit Gas gefüllt („schwimmblasenähnliche Organe“, s. oben). Es soll sich da darum handeln, die Wasseraufnahme auf längere Zeit entbehrlich zu machen und die Verdauungs- und Respirationstätigkeit des Darmkanals zu ermöglichen, welche sonst durch den respiratorischen Wasserstrom gestört würde (s. darüber und über die Gassekretion auch dieses Handb., physik.-chem. Erscheinungen der Atmung p. 68). Außerdem aber wird dieser Kollision von respiratorischer und nutritiver Tätigkeit durch örtliche Trennung abgeholfen, indem bei manchen Anneliden eine tiefe neurale Rinne am Hinterdarme vorkommt, deren kräftiges Cilienkleid den zur Respiration dienenden Wasserstrom einführt. Diese Rinne zieht sich entweder durch den ganzen Magendarm als sogenannte Wimperrinne; oder es schnürt sich der neurale Teil des letzteren zum sogenannten Nebendarme ab: so wird das Atemwasser mit Umgehung des Magendarms aus dem Hinterdarme direkt in den Oesophagus geschafft. Bei *Capitella* erstreckt sich diese Trennung auch auf den Nahrung aufnehmenden und zu Speiseballen formenden Tractusabschnitt.

Nur flüchtig sei die von Gibson (36) für *Owenia fusiformis* gemachte Angabe erwähnt, daß dieser Polychäte durch ektodermale Röhren am 5. und 6. Septum Seewasser aufnehmen kann; es bestehen hier auch septale Poren zwischen den einzelnen Segmenten der Körpermitte, mit sphinkterartigen Muskelapparaten ausgestattet, so daß das Tier einzelne Körperabschnitte zur Anschwellung bringen kann.

b) Oligochäten.

Die Tubificiden leben oft in sehr sauerstoffarmen Medien, indem sie oft in ungeheuerer Menge den Boden von schlammigen, mit faulenden Stoffen gefüllten Gräben bedecken: bei solchen Arten pflegt ein reiches Integumentalblutgefäßsystem entwickelt zu sein (Michaelsen, 50); *Branchiura Sowerbyi* (Beddard), welche dem Leben in warmen stagnierenden tropischen Gewässern angepaßt ist, besitzt auf den letzten 60 Segmenten kiemenartige Fortsätze der Hypodermis (samt den darauf verlaufenden integumentalen Gefäßen):

diese Kiemen sollen sehr kontraktil sein und bewegen sich unaufhörlich; die Höhle jeder Kieme kann durch ein Diaphragma, welches gleichzeitig mit den Kontraktionen des Rückengefäßes in Aktion tritt, gegen die Cölomhöhle abgeschlossen werden. Auch der südamerikanische *Hesperodrilus branchiatus* besitzt Kiemen, und zwar seitlich unter den Seitenborsten, sie sind da ebenfalls auf die Schwanzregion beschränkt, da die Tubificiden mit dem größten Teil des Körpers im Schlamme stecken und nur das Körperende frei flottieren lassen. S. darüber auch bei POINTNER (55a, Gattung *Isochaeta*). — Ueber die kontraktilen und retraktilen Kiemen von *Alma* oder *Siphonogaster*, s. BEDDARD (4, p. 353). Nahe verwandte Arten, bei denen kein Bedürfnis solch intensiver Hautatmung besteht, entbehren des reich entwickelten Blutgefäßsystems in der Haut.

Als Hilfseinrichtung kommen bei den aus dem Boden hervorragenden Körpern regelmäßige schwingende Bewegungen vor; gereizt verschwinden die Tiere in ihren Röhren.

Bei den Naideen kommt nebst der Hautatmung auch wohl Darmatmung vor, indem nach GRUITHUISEN (s. MILNE-EDWARDS, 50a, p. 105) und TREVIRANUS (71, p. 276) durch periodische Dilatation des Afters das Wasser in den Enddarm eingesaugt wird; der Wasserstrom wird außerdem durch den Cilienschlag der benachbarten Körperoberfläche gefördert (GRUITHUISEN). Eine antiperistaltische (d. h. proximalwärts gerichtete) respiratorische Wimperbewegung soll im Darme aller von STEPHENSON (68) untersuchten Naididen (insbesondere *Pristina longiseta*, der Gattung *Nais* usw.) vorkommen. — Ueber die bewimperten Kiemen von *Chaetobranchus* s. BOURNE (13).

Die histologischen Untersuchungen von ŠTOLC (69, 70) über die Entwicklung der Gefäßnetze an der Verdauungsröhre von *Nais elinguis* und *N. barbata* zeugen für die wahrscheinliche Atemtätigkeit der letzteren: insbesondere höchst merkwürdig ist die mächtige Vaskularisation der weiten Oesophagealgegend.

Bei *Aulophorus vagus* findet nach REIGHARD (57) der Gaswechsel durch das flimmernde hinterste Leibesende mit seinen zwei Anhängen und die Darmwandung statt. PERRIER (55) führt bei *Dero obtusa* vier Kiemenblättchen an. Eingehend hat sich mit der Atemeinrichtung von *Dero digitata* ŠTOLC beschäftigt; dieser Wurm fristet das ganze Leben in einem röhrenartigen Gehäuse am Boden der Gewässer, wodurch seine äußere Körperoberfläche in ihrer Atemtätigkeit beeinträchtigt wird, da das Tier überhaupt wenig beweglich ist: diesem Umstande ist wahrscheinlich die im Vergleich zu *Aulophorus* (der beweglicher ist) großartige Entwicklung des „Kiemenorganes“ (Ausstülpung des Analabschnittes) zu verdanken. Dasselbe besteht aus einer zweilappigen Scheide (der ventrale Lappen ist bedeutend größer entwickelt), welche durch zwei stark ausgebildete Muskelschichten bewegt wird, und vier Paar Kiemenblättchen bergen kann (davon sind drei Paar ventrale bedeutend größer); durch eigene Muskelelemente, aber besonders durch spezielle Retraktoren kann der Apparat eingestülpt werden; die Analenden der Würmer werden aus den Röhrengehäusen in das Wasser frei hervorgestreckt, die Kiemenapparate ausgebreitet; dies soll rhythmisch zustande kommen. Auch durch Flimmerbewegung der Kiemenblättchen sowie der inneren Scheidenfläche wird das Wasser erneuert. ŠTOLC schildert auch das sehr komplizierte Gefäßsystem dieser Kiemenvorrichtung. Nach POINTNER

(55a) soll der vom Körper abgetrennte Kiemenapparat von *Dero tubicola* weit geöffnet noch einige Zeit hindurch Atembewegungen vollführen.

Bei den Regenwürmern ist die mit Schleimschicht bedeckte und mit Blutgefäßkapillaren reichlich ausgestattete Haut Sitz des Gaswechsels, außerdem aber kommt die Verdauungsröhre im allgemeinen, nach COMBAULT (20) aber besonders der vordere speziell eingerichtete Abschnitt derselben in Betracht.

Von den Terricolen hat COMBAULT (19, 20) besonders *Helodrilus trapezoides* (nebstdem aber die Gattungen *Branchiodrilus, Dero, Eisenia, Hesperodrilus, Octolasum, Lumbricus, Stuhlmannia*) untersucht. Durch Vorversuche hat er sichergestellt, daß sich diese Würmer eigentlich wie Wassertiere benehmen, da man sie Monate hindurch im Wasser am Leben erhalten kann; sie sterben aber in sehr nasser Erde, da hier ungünstigere Gaswechselverhältnisse herrschen (wenig Sauerstoff, zuviel Kohlensäure, schlechte Erneuerung von Wasser). Ueber die angebliche respiratorische Tätigkeit der Haut des 10.—13. Segmentes sowie der „MORRENschen Kalkdrüsen" oder „periösophagealen Organe", welche COMBAULT als Kiemenkammern deutet, s. dieses Handb., phys.-chem. Erscheinungen der Atmung, p. 69. Die letzteren Organe sollen vorne und hinten durch zwei Paare von Oeffnungen mit dem Schlunde kommunizieren und einen respiratorischen Wasserstrom führen; immerwährende Muskelbewegungen sollen das Wasser aspirieren und wiederum in eine Oesophagealkammer vor dem MORRENschen Organe entleeren, wobei in den sehr zahlreichen in anterioposteriorer Richtung sowie strahlenförmig an den Oesophagus angeordneten „Kiemenlamellen" der Gaswechsel stattfindet. Der Autor ist beflissen, die HARRINGTONschen (39) Ergebnisse mit den seinigen und mit seinen Ansichten in Uebereinstimmung zu bringen. Ueber die sauerstoffbindende Tätigkeit der bisher als Kalkdrüsen bezeichneten Bildungen des Vorderdarms von *Lumbricus* und *Allolobophora* („Darmlunge") berichtet auch BRANDES (14).

Bei einem großen javanischen Lumbriciden soll nach VORDERMAN (73) ein weckuhrartiges Geräusch durch die plötzliche Zusammenziehung des Kropfes zustande kommen, indem dadurch Luft in die Speiseröhre ausgestoßen werden soll.

8. Hirudineen.

Der Gaswechsel der Hirudineen wird größtenteils durch die Haut besorgt, welche dementsprechend meist dünn ausgebildet ist und Blutkapillaren bis in die Hypodermis hinein entwickelt enthalten kann.

Als respiratorisch tätige Hautanhänge wurden die Höcker bei *Pontobdella* (z. B. VAILLANT, 72; DUTILLEUL, 26; wogegen dies R. SAINT-LOUP, 62, wieder abweist), *Branchellion* (nach LEYDIG, 33 Paare verästelt), die gefiederten Gebilde der *Eubranchella*, die verästelten Anhänge bei *Phyllobranchus*, als reduzierte Bläschen bei *Cystibranchus* (BEDDARD, 4, p. 406) usw. angeführt; die kleinen blasigen Anhänge von *Caliobdella* sollen nach einigen Autoren unbeweglich, dagegen bei *Hirudo vittata, Piscicola respirans* u. a. lebhaft tätig sein (PAGENSTECHER) — doch schon MILNE EDWARDS (50a, p. 104) hat hingewiesen, daß es sich bei solchen Angaben oft um Verwechslung mit den Exkretionsorganen handelt.

Mit ihren Saugnäpfen angeheftet vollführen die Blutegel oft langsame schaukelnde Bewegungen, denen man kaum eine respiratorische Bedeutung absprechen kann; so zeichnet sich besonders *Piscicola* durch solche rhythmische pendelnde Atembewegungen aus. Nach BOHN (11) werden aber bei den Hirudineen überhaupt respiratorische Wellenbewegungen angetroffen, um so ausgeprägter, je weniger Lokomotion ausgeführt wird, je seßhafter die Lebensweise derselben ist. Bei *Hirudo medicinalis*, welche auf ihrer Clitellarregion ruht, zeigt das proximale und distale Ende, welche sich sukzessiv verlängern und verkürzen, deutliche Wellenbewegung,

und zwar besonders das Schwanzende, welches sich abplattet; die Saugnäpfe sind nicht festgeheftet, und durch kleine Verstärkung werden diese respiratorischen Undulationen zu lokomotorischen. Die am distalen Ende festgehefteten Aulostomen oder Clepsinen undulieren besonders mit ihrem proximalen Körperabschnitt; bei völlig angehefteten Clepsinen verlaufen die respiratorischen Wellen zwischen den beiden Saugnäpfen fast ununterbrochen.

Bei seinen Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffmangels auf den Stoffwechsel von *Hirudo medicinalis* hat Pütter (56) beobachtet, daß in der Stickstoffatmosphäre zuerst dieselben trägen Bewegungen vorkommen wie unter normalen Bedingungen, aber allmählich tritt im Laufe des zweiten halben Tages insofern ein deutlicher Unterschied gegenüber den normalen Tieren auf, als (fast) alle Tiere das Wasser verlassen und sich außerhalb desselben an die Wände hängen und bewegen. — Wir haben bei den Clepsinen im gewöhnlich durchgelüfteten Wasser in der Ruhe periodische respiratorische Schwingungen gesehen; die Pausen betrugen einige Sekunden bis auch mehrere Minuten, die Atemperioden waren ebenfalls unregelmäßig; gegen im Durchschnitte etwa 48—58 Oscillationen in der Norm wurden im ausgekochten Wasser 50—74 Schwingungen gezählt, soweit die oft ungewöhnliche Unruhe (Lokomotion des Tieres, auch im normalen Wasser) die Beobachtung zuließ; es erschien da zuweilen im ausgekochten Wasser ein viele Minuten hindurch ununterbrochener beschleunigter Rhythmus. — Bei *Piscicola geometrica* aber haben wir keine regelmäßig pendelnden und im Sauerstoffmangel sich beschleunigenden Bewegungen sicherstellen können, sondern nur allgemeine Unruhe.

Manche Egelwürmer haften an gut ventilierten Stellen ihrer Wohntiere, so z. B. die Astacobdellen an den Kiemen oder an der Unterseite des lebhaft bewegten Schwanzes der Krebse, Clepsine in den Atemhöhlen der Schnecken usw.

Ueber die Darmrespiration der Clepsinen berichtet Remy-Saint-Loup (62); es wird durch eigene „Inglutitionsbewegungen" Wasser durch den After eingesaugt, was sich besonders durch gefärbte Flüssigkeit sicherstellen ließ; sonst schreibt der Autor dem lateralen Gefäßsystem, wo sich dieses vom übrigen Zirkulationssystem differenziert, große respiratorische Bedeutung zu.

Ueber landlebende Formen von *Haemadipsa* s. bei Beddard (4, p. 408).

9. Gephyreen und Phoronis.

Unter den Gephyreen besitzen die Priapuliden keine besonderen Atmungsorgane, es sei daß man hierher den Kaudalanhang von *Priapulus* und *Priapuloides* einreihen wollte, welcher mit zahlreichen Papillen besetzt ist, dünne Wandungen besitzt und mit der Leibeshöhle kommuniziert, so daß die Leibeshöhlenflüssigkeit bis in die feinen Verästelungen reicht; Rathke (nach Pagenstecher, 53) hat angegeben, daß dieser Anhang aus dem Sande hervorgestreckt gehalten und zuweilen entfaltet und wiederum verkürzt wird, wobei auch die Papillen kontrahiert werden; auch Shipley (66) berichtet darüber in ähnlichem Sinne: wenn sich das Tier tief in den Sand eingräbt, bleibt der Anhang an der Oberfläche und verlängert sich auf diese Weise auf eine den Körper übertreffende Länge; bei *Halicryptus* bleiben beide Körperenden oder nur das Kopfende an der Oberfläche des Sandes. Sonst wird die Respiration wohl hauptsächlich

durch den Darm verrichtet, welcher mit Sand oder Schlamm immerwährend gefüllt wird.

Die Sipunculiden lassen wahrscheinlich (Delage und Hérouard, 23, p. 17) durch den starken Cilienbesatz des Verdauungskanals und besonders durch die ausgiebige Tätigkeit der mächtigen Flimmerhaare der Intestinalrinne einen kontinuierlichen Wasserstrom als Respirationsstrom durch den Darm durchgehen, trotz der Anfüllung desselben mit Sand. Die dicke Haut wird kaum irgendwelche große respiratorische Funktionen aufweisen; Fischer (33) spricht von den zottenartigen Hautanhängen, deren Kanäle mit der Leibeshöhle kommunizieren sollen. Nach Metalnikoff (49) kommen für die Respiration bei *Sipunculus nudus* nur die Hautkanäle in Betracht, die vom Rüssel bis zum Schwanz ziehen, einerseits von der Cuticula, andererseits von der Cutis umgeben und mit Epithel ausgekleidet sind und sowohl untereinander als auch mit dem Cölom kommunizieren. Die kurzen dicken Tentakeln, welche im ausgestreckten Zustande des Tieres in steter Bewegung sich befinden, dienen mehr der Einführung von Sand in den Darmkanal als der Atmung (s. auch Shipley, 66, der geneigt ist, die respiratorische Tätigkeit von „the oral fringe" höchstens für den Kopfabschnitt anzuerkennen).

Baglioni (1) hat aber sehr interessante Beobachtungen über das Benehmen von *Sipunculus nudus* im Sauerstoffmangel gemacht: im luftfreien Wasser bewegen sich die Tiere sehr heftig, indem sie im Gefäße auf- und niedersteigen, hier und dort pendeln, den Kopf und die Tentakeln vorn herausstrecken; nach längerem Aufenthalte im sauerstoffarmen Wasser ist das Tier vollkommen ausgestreckt, mit weit geöffneten Tentakeln und bewegt sich sogar rhythmisch mit dem ganzen Körper. — (S. auch dies. Handb. phys.-chem. Erschein. d. Atmung. p. 65 u. 69.)

Die Echiuriden könnnen schon eher durch ihre mit einer zarten Cuticula bedeckte Haut einen Teil des Gaswechsels verrichten, besonders an dem Kopflappen („proboscis" von *Bonellia viridis* kann hier als ein 1,5 m langer grüner Faden hervorgestreckt werden, Eisig und Shipley), außerdem wird vielleicht der dem Darme angehängte Intestinalsiphon, welcher an Echinodermen erinnert, respiratorisch tätig sein, eine dünne, ein Stück hinter dem Munde beginnende und noch ziemlich weit vom Enddarme in den Darm wieder einmündende Röhre, sowie, ähnlich wie bei den Sipunculiden, die Darmrinne, welche länger ist als der Siphon, dessen beide Mündungen sie aufnimmt; da aber der Siphon kein Cilienkleid besitzt, müßte der respiratorische Wasserstrom durch die Tätigkeit seiner Muskeln unterhalten werden. Endlich hat man auch wiederholt zwei schlauchartige mit engen Oeffnungen in das Rectum mündende Organe („anale oder rectale Coeca") als Respirationsorgane angesprochen: der respiratorische Mechanismus würde darin bestehen, daß durch die Tätigkeit der an den lateralen Wänden angebrachten, in die Leibeshöhle mündenden Wimpertrichter ein Wasserstrom durch den After in das Innere der Organe eingeleitet würde (Sluiter), oder sogar in die Leibeshöhe, aus der das Seewasser wieder durch Kontraktionen des vorderen Körperendes in die „Atemsäcke" gelangen soll. Von Forbes und Goodsir (34) wird über abwechselnde Dilatation und Verengerung der Kloake berichtet; andere aber schreiben diesen Organen eine vorwiegend exkretorische Tätigkeit zu (nach

DELAGE und HÉROUARD (23) ist der Schlag der erwähnten Cilienorgane von der Leibeshöhle nach außen gerichtet). Nach SALENSKY (63) dient die rectale Kammer der *Echiurus*-Larve (da sie keine Drüsenzellen hat und nie Nahrung enthält) der Atmung; die hierzu nötige Erneuerung des Wassers geschieht durch die Wimperrinne. — EMBLETON (32) beschreibt (bei *Echiurus unicinctus*) unter dem Epithel der „Analblasen" ein eigentümliches Gewebe, das respiratorisch tätig sein könnte.

Ueber die Tentakeln und andere Vorrichtungen, welche bei der mit hämoglobinhaltigem Blute ausgestatteten *Phoronis* im Dienste der Atmung tätig sein können, s. SHIPLEY (66).

Literatur.

Würmer.

1. **Baglioni, S.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Nervensystems. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 423.*
2. **Beddard, F. E.**, *A new branchiate Oligochaete Branchiura Sowerbyi. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 33 (1892), p. 325; idem, Nature, Vol. 45 (1891), p. 109.*
3. — *Preliminary notice of South-American Tubificidae etc. Ann. Mag. Nat. Hist., (6) Vol. 13 (1894), p. 205. (Neap. Jhb., p. 38.)*
4. — *Earthworms and leeches. Cambr. Nat. Hist., Vol. 2 (1896), p. 347.*
5. **Benham Blaxland, W.**, *Polychaet worms. Ebenda, Vol. 2 (1896), p. 241.*
6. **Bohn, G.**, *Sur la locomotion des Vers annelés. Bull. Mus. Hist. Nat., 1901, p. 404—410.*
7. — *Sur les ondes musculaires, respiratoires et locomotrices, chez les Annélides et les Mollusques. Ebenda, 1902, p. 96—102.*
8. — *Des localisations respiratoires chez les Annélides. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 306.*
9. — *Les mouvements hélicoïdaux des Annélides. Ebenda, T. 56 (1904), p. 261.*
10. — *Sur les mouvements respiratoires musculaires des Annélides marins. Ebenda, T. 56 (1904), p. 185.*
11. — *Attitudes et mouvements des Annélides. Ann. d. Sc. natur., Zool., Sér. 9, T. 3 (1906), p. 35—142.*
12. **Bounhiol, J.**, *Recherches biologiques sur la respiration des Annélides polychètes. Ebenda, T. 16 (1902), p. 132.*
13. **Bourne** *in Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 31 (1890), p. 83; zit. nach* **Beddard** *(4), p. 352.*
14. **Brandes, G.**, *Die Darmlunge der Regenwürmer. Verhandl. d. Ges. Deut. Naturf. u. Aerzte 79. Vers., Dresden 1907, Bd. 2, Tl. 1, p. 256.*
15. **Bürger, O.**, *Die Nemertinen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel etc., 1895, p. 442.*
16. **Claus-Grobben**, *Lehrb. d. Zool., Marburg 1910.*
17. **Cohn, F.**, *Die Fortpflanzung der Rädertiere. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 7 (1856), p. 431.*
18. — *Bemerkungen über Rädertiere. Ebenda, Bd. 12 (1863), p. 197.*
19. **Combault, A.**, *Quelques expériences pour déterminer le rôle des glandes calcifères des Lombrics. Compt. rend. Soc. Biol., T. 62 (1907), p. 440.*
20. — *Contribution à l'étude de la respiration et de la circulation des Lombriciens. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol., T. 45 (1909), p. 358—394. 474—534.*
21. **Cosmovici, L. C.**, *Sur la vésicule contractile des Rotifères. Bull. Soc. Zool. France, T. 13 (1888), p. 167. (Neap. Jhb., p. 44.)*
22. **Darboux, J. G.**, *Recherches sur les Aphroditiens. Bull. scient. de la France et de la Belgique, T. 33 (1898), p. 1—274. (Neap. Jhb.)*
23. **Delage, Y.**, et **Hérouard, E.**, *Traité de zoologie concrète. T. 5. Les Vermidiens, Paris 1897.*
24. **Dewoletzky, R.**, *Ueber das Seitenorgan der Nemertinen. Verhandl. d. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 37, Sitz.-ber. p. 16.*
25. — *Das Seitenorgan der Nemertinen. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 7 (1887), p. 233.*
26. **Dutilleul, M. G.**, *Recherches anatomiques et histologiques sur la Pontobdella muricata. Ass. Fr. Adv. Sc. Congr. Nancy, T. 15 (1887). (Neap. Jhb., 1888, p. 47.)*
27. **Eckstein, K.**, *Die Rotatorien der Umgebung von Gießen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 38 (1883), p. 420.*

28. **Ehlers, E.**, *Die Borstenwürmer, Leipzig 1864, p. 638.*
29. **Eisig, H.**, *Ueber das Vorkommen eines schwimmblasenförmigen Organs bei Anneliden. Mitteil. Zool. Stat. Neap., Bd. 2 (1880), p. 255—304.*
30. — *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte nebst Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neap., Bd. 16 (1887).*
31. — *Ichthyotomus sanguinarius, eine auf Aalen schmarotzende Annelide. Ebenda, 1906, p. 28.*
32. **Embleton, A. L.**, *On the structure and affinities of Echiurus unicinctus. Trans. Linn. Soc. London, (2) Vol. 8, p. 77. (Neap. Jhb., 1901, p. 47.)*
33. **Fischer, W.**, *Ueber kiemenartige Organe einiger Sipunculus-Arten. Zool. Anz., Bd. 17 (1895), p. 333.*
34. **Forbes** und **Goodsir** *zit. nach Müllers Arch., 1842, p. CLIX und Milne-Edwards, 50a.*
35. **Gamble, F. W.**, *Flatworms and Mesozoa. Cambr. Nat. Hist., Vol. 2 (1896), p. 1—96.*
36. **Gilson, G.**, *On the septal organs of Owenia fusiformis. Rep. 65. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc., 1895, p. 728.*
37. **v. Graff, L.**, *Monographie der Tubellarien, I, Leipzig 1882, p. 97.*
38. **Hartog, M.**, *Rotifera, Gastrotricha and Kinorhyncha. Cambr. Nat. Hist., Vol. 2 (1896), p. 197.*
39. **Harrington, N. R.**, *The calciferous glands of the earthworm, with appendix on the circulation. Journ. of Morphol. Boston, Vol. 15 (1900), Suppl., p. 105.*
40. **Haswell**, *Journ. of R. Micr. Soc., 1882; zit. nach Behrens, H., Phosphoreszenz und Atmung bei Ringelwürmern. Biol. Ctbl., Bd. 3 (1883), p. 506.*
41. **Home, F.**, *Ueber den Bau der Atemwerkzeuge in Tieren, welche zwischen den Fischen und Würmern zu stehen scheinen etc. Phil. Trans., 1815, zit. nach Meckels Deut. Arch. f. Physiol., Bd. 2 (1816), p. 598.*
42. **Hubrecht, A. A. W.**, *Vorläufige Resultate fortgesetzter Nemertinen-Untersuchungen. Zool. Anz., 1879, p. 474.*
43. — *New species of European Nemerteans. Notes of the Leyden Museum, Vol. 2 (1880). (Nach Neap. Jhb., p. 290.)*
44. — *Report on the Nemertea collected by H. M. S. Challenger (1873—76). Rep. Chall., Vol. 19 (1887), p. 150. (Neap. Jhb., p. 25.)*
45. **Hudson, C. T.**, *On some doubtful points in the natural history of the Rotifera. Journ. R. Micr. Soc. London, 1891, p. 6.*
46. **Lang, A.**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena 1894, p. 151 etc.*
47. **Leydig, F.**, *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Lacinularia socialis. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 3 (1851), p. 452.*
48. **Loewe, L.**, *Studien in der Anatomie der Atemorgane. 1. Zur Anatomie der Serpulakiemen. Ebenda, Bd. 32 (1879), p. 158.*
49. **Metalnikoff, S.**, *Sipunculus nudus. Ebenda, Bd. 68, p. 261.*
50. **Michaelsen, W.**, *Zur Kenntnis der Tubificiden. Arch. f. Naturgesch., Bd. 74, I, p. 131.*
50a. **Milne-Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2 (1857).*
51. **Oerley, L.**, *Ueber die Atmung der Serpulaceen im allgemeinen, mit besonderer Rücksicht auf den Wert ihrer Hautpigmente. Természetr. Füzet., Bd. 8 (1884), p. 199. (Neap. Jhb., p. 250.)*
52. — *Die Kieme der Serpulaceen und ihre morphologische Bedeutung. Mitteil. d. Zool. Stat. Neap., Bd. 5 (1884), p. 225.*
53. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin, Parey, 1880.*
54. **Pereyaslawszewa, S.**, *Monographie des Turbellaries de la Mer Noire. Nachr. Neuruss. Nat. Ges. Odessa, Bd. 17 (1892). (Neap. Jhb., 1893, p. 15.)*
55. **Perrier**, *Histoire du Dero obtusa. Arch. de Zool. exp. et gén., 1872.*
55a. **Pointner, H.**, *Beiträge zur Kenntnis der Oligochätenfauna der Gewässer von Graz. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 98 (1911), p. 626.*
56. **Pütter, A.**, *Der Stoffwechsel des Blutegels (Hirudo medicinalis L.). II. Teil. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1908), p. 17.*
57. **Reighard, J.**, *On the anatomy and histology of Aulophorus vagus. Proc. Amer. Acad. Boston, Vol. 20 (1884), p. 88. (Neap. Jhb., p. 243.)*
58. **Saint-Hilaire, C.**, *Physiologische Beobachtungen an Terebellidenfühlern. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1910), p. 171.*
59. **de Saint-Joseph**, *Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Part. I. Ann. Sc. nat., (7) T. 1 (1887), p. 127.*
60. — *Les Annélides polychètes des côtes de Dinard. Part. II. Ebenda, (7) T. 5 (1888), p. 141—328.*

61. ***de Saint-Joseph,*** *Les Annélides polychètes des côtes de France (Océan et côtes de Provence). Ebenda, (9) T. 3 (1906), p. 160.*
62. ***Saint-Loup Remy,*** *Recherches sur l'organisme des Hirudinées. Ann. d. Sc. natur., (6) T. 18 (1884), p. 31. 75.*
63. ***Salensky, W.,*** *Morphologische Studien an Würmern. 1. Ueber den Bau der Echiuruslarven. Mém. Ac. Sc. Pétersb., (8) T. 16. (Neap. Jhb., 1905, p. 13.)*
64. ***Semper, K.,*** *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, Bd. 1 (1880), p. 210.*
65. ***Sheldon, Miss L.,*** *Nemertines. Cambr. Natural History, Vol. 2 (1896), p. 99.*
66. ***Shipley, A. E.,*** *Gephyrea and Phoronis. Ebenda, Vol. 2 (1896), p. 411.*
67. *— Thread worms and Sagitta. Ebenda, p. 123.*
68. ***Stephenson, J.,*** *The anatomy of some aquatic Oligochaeta from the Punjab. Mem. Ind. Mus. Calcutta, Vol. 1 (1909), p. 255. (Neap. Jhb., p. 67.)*
69. ***Štolc, A.,*** *Příspěvky ku studiu Naidomorph. Sitz.-ber. d. böhm. Ges. d. Wiss., 1885.*
70. *— Dero digitata O. F. Müller, anatomická a histologická studie. Sitz.-ber. d. böhm. Ges. d. Wiss. 1886; Zool. Anz., 1886, p. 176.*
71. ***Treviranus,*** *Organisches Leben, Bd. 1, p. 176.*
72. ***Vaillant,*** *Contribution à l'étude anatomique du genre Pontobdelle. Ann. d. Sc. natur., (5) T. 13 (1870), p. 7.*
73. ***Vorderman, A. G.,*** *zit. nach Neap. Jahresber., 1882, 1. Abt., p. 273.*
74. ***Wierzejski, A.,*** *Atrochus tentaculatus, ein Rädertier ohne Räderorgan. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 55 (1893), p. 696.*
75. ***Williams, T.,*** *On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 12, p. 333. 393. 405.*
76. ***Wilson, Ch. B.,*** *The habits and early developement of Cerebratulus lact. Quart. J. Micr. Sc. Vol. 43, 1900.*
77. ***Zelinka, C.,*** *Die Gastrotrichen. Eine monographische Darstellung ihrer Anatomie, Biologie und Systematik. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 49 (1890), p. 209—384.*

V. Bryozoa.

Die Bryozoen (Moostiere) besitzen keine speziellen Atemorgane, man ist deswegen geneigt, ihr Atembedürfnis für gering zu schätzen: so z. B. führt Kraepelin (7) Allens Beobachtung an, daß *Plumatella vesicularia* 16 Stunden außerhalb des Wassers zu leben imstande ist und daß die Tiere zum Teil in durchaus morastigem, durch Schlammpartikelchen ganz schwarz gefärbtem Wasser angetroffen werden; doch solche Schlüsse sind viel zu unzuverlässig, wie aus unseren weiter angeführten Beobachtungen klar hervorgeht: — insbesondere die Fähigkeit der Bryozoen, im eingezogenen Zustande in der Luft auszuhalten, läßt sich überhaupt nicht zum Urteile über ihre geringe Atemtätigkeit verwenden, denn in der feuchten Luftatmosphäre sind die Bedingungen der Sauerstoffversorgung der Tiere günstiger als im Wasser. Kraepelin sieht wohl mit Recht in der Oberfläche der ausgestreckten Polypiden den Hauptbezirk, wo der Gaswechsel verrichtet wird: die große Entwicklung der Oberfläche insbesondere an den Tentakeln und die Flimmerbewegung an denselben sind der Atemtätigkeit sehr günstig (s. Williams, 12, p. 249), doch die Tatsache, welche Kraepelin selbst anführt und von der man sich stets leicht überzeugen kann, daß die Tiere sehr lange im eingestülpten Zustande verharren, zeugt dafür, daß gewiß auch den übrigen Oberflächen eine Atemtätigkeit nicht abzusprechen ist — es kommt z. B. Vigelius (11) zu dem Schlusse, daß der „Tentakelscheide“ oder dem Kamptoderm größere respiratorische Bedeutung beizumessen ist als der eigentlichen Polypidenoberfläche. Betreffs der eingestülpten Tiere führt Hancock (4) an, daß bei ihnen die Cilien ihre Bewegungen einstellen sollen; jedenfalls soll kein Raum übrigbleiben, in dem das Wasser

zirkulieren könnte, auch wenn, wie es ALLMAN für *Paludicella* angibt, durch Muskeltätigkeit eine Oeffnung für das Einlassen des äußeren Mediums bewirkt würde, was aber HANCOCK nicht gesehen hat; auch sollen die umgebogenen retrahierten Tentakel jeden Wasserstrom verhindern.

Bei den kriechenden Kolonien *Cristatella* und *Lophopus* ist die Lokomotion viel zu langsam, um für den respiratorischen Wasserwechsel Bedeutung zu haben, s. darüber bei HARMER (6); die übrigen Phylactolämiden zeigen die Kriechbewegung nur als junge Kolonien, nach DELAGE und HÉROUARD (3) ungefähr 24 Stunden, sonst sind sie nach Erhärtung der Chitinhüllen unbeweglich wie die übrigen Bryozoen. In dieser Hinsicht verdient vielleicht der Umstand hervorgehoben zu werden, daß gewisse Bryozoenarten mit Vorliebe sich an bewegliche Tiere ansetzen, wie dies z. B. für *Plumatella emarginata* KRAEPELIN (7) anführt: diese Art soll bei Hamburg durchwegs an *Paludina fasciata* gebunden sein (die zahlreichen Steine derselben Lokalität zeigen kaum eine Spur einer solchen Besiedelung).

Bei ausgestreckten Polypiden werden verschiedene Bewegungen beobachtet, wie z. B. Aufrichten und Zurücklegen der Lophophorarme, Rotation der Tentakelkrone (bis um 180° um die eigene Achse bei den Cristatellen), isolierte Bewegungen der einzelnen oder, wie wir an Plumatellen oft gesehen haben, von zwei, drei und mehreren benachbarten Tentakeln (die Bewegungen können nur die Endstücke betreffen, oder die ganzen Gebilde; bei den Cristatellen vollführen die weit vorgestreckten Polypiden an der Oberseite des Stockes immerwährend schlagende Bewegungen, LAMPERT 8, p. 45). Von den äußeren Bewegungserscheinungen würden noch die Totalbewegungen der Lophophoren (Tentakelträger) bei der Einstülpung und Ausstülpung bei der Erwägung der möglichen Bedeutung für den Gaswechsel zu erwähnen sein. Bei diesen sämtlichen Bewegungen handelt es sich um stärkere Wassererneuerung an der Tentakelfläche, wo außerdem durch die an der inneren (und teilweise an der lateralen) Fläche angebrachten Cilien ein kontinuierlicher Wasserstrom wirbelartig gegen den Mund hin erzeugt wird. Die anatomische Struktur der zarten Tentakel, deren Höhlung mit der Leibeshöhle in Verbindung steht, spricht ganz entschieden für die Atmungsfunktion dieser Gebilde (nebstdem dienen sie allerdings der Nahrungszufuhr u. a.), obwohl (s. HANCOCK, 4) im Inneren der Tentakel sich keine Strömung der Leibesflüssigkeit sicherstellen läßt.

Von den inneren Bewegungen besitzt wahrscheinlich die Peristaltik der Verdauungsröhre eine respiratorische Bedeutung (s. weiter unsere Beobachtungen). Man sieht unter normalen Bedingungen, wie die durch den Flimmerstrom zur Mundöffnung hin eingejagten winzigen Nahrungspartikel durch plötzliche Pharynxkontraktion als ein ziemlich merklicher Bissen in das Schlundrohr und dann durch rasche hinabschießende Peristaltik des letzteren in den Magen befördert werden, dessen Wandungen dann durch weitere peristaltische Bewegungen, unter Mitbeteiligung der Cilien, den Mageninhalt tüchtig durchmischen; die unverdauten Reste werden in den Darm und von da durch den After als große Klumpen nach außen entleert. Unter normalen Verhältnissen wird der Bissen gleichsam „trocken“ heruntergeschluckt, also kommt der Verdauungsröhre keine irgendwie größere Atemtätigkeit zu.

Um das Verhalten der Bryozoen bei Sauerstoffmangel sicherzustellen, haben wir Teile von *Plumatella*-Kolonien, welche spontan in unseren Aquarien längere Zeit erscheinen und gedeihen (aber sich wahrscheinlich auch aus den eingeführten Statoblasten entwickeln) in gut ausgekochtes Wasser übertragen und mit dem binokularen Mikroskop untersucht. Nach der Uebertragung in gewöhnliches Wasser bleiben die Polypiden längere Zeit eingezogen; im ausgekochten Wasser stülpten sie sich aber bald hervor (ungefähr in 1 Minute) und nun kamen sichtliche Wirkungen des Sauerstoffmangels zum Vorschein; während im durchlüfteten Wasser die Polypiden dauernd hervorgestreckt bleiben und erst durch verhältnismäßig starke Reize zum Einziehen bewegt werden, stülpen sie sich nun von selbst oft ein und wieder hervor, so daß die ganze Kolonie in große Unruhe versetzt wird. Der Inhalt der Verdauungsröhren wird rasch entleert, und durch die nunmehr erfolgende außerordentlich deutliche Peristaltik wird nur der Flüssigkeitsinhalt derselben durchmischt: diese Bewegungen dienen jetzt sichtlich nur dem Gaswechsel; sie werden auch in eingezogenen Polypiden vollführt. Wahrscheinlich wird hierdurch ein Wasserstrom von der Mundöffnung gegen die Afteröffnung erzeugt. Nach Herstellung des normalen Wassermediums kehrt allmählich die Ruhe bei den Polypiden zurück, indem diese ausgestreckt bleiben, aber die peristaltischen Bewegungen der Verdauungsröhre dauern noch länger an, obgleich keine Nahrung aufgenommen wird. — Die allgemeine Unruhe, welche bei Sauerstoffmangel erscheint (und auch die einzelnen Tentakel betrifft), geht bald in einen lähmungsartigen Zustand über: nach 1 Stunde sind sämtliche Polypiden, deren Tentakel wie verwelkt aussehen, vollständig eingezogen und bewegungslos. Bei der Erholung sieht man einige bleibend geschädigt; dieselben entlassen ihre Statoblasten, während andere sich erholen: es verdient nun hervorgehoben zu werden, daß diese zuerst ziemlich oft sich ausstrecken und wieder einziehen, bis sie endlich dauernd ausgestreckt bleiben. Dies kann man als Bestätigung der Annahme anführen, daß insbesondere die Aus- und Einstülpungsbewegungen den Gaswechsel fördern.

Ueber die Bedeutung der Ein- und Ausstülpungsbewegungen für die Respiration hat bei den Cheilostomaten (*Euthyris*, *Lepralia*, *Euthyroides*) Harmer (5) sich geäußert. Seiner Auffassung nach bewirken die Muskeln, welche von dem Boden der „Wasserkammer“ zu den Seitenwänden des Zooëciums ziehen, die Erweiterung derselben und helfen zur Ausstreckung der Polypiden mit; die Wasserkammer öffnet sich entweder am Proximalrande des Operculums oder durch einen medianen Porus nach außen; der hierdurch zustande kommende Wasserwechsel könnte zugleich dem Gaswechsel dienen. In dieser Hinsicht könnte man aber schon die von Pergens (10) angegebenen Verhältnisse verwerten; dieser erklärt die Entfaltung der mit verkalkter Hülle ausgestatteten Gymnolämiden auf folgende Weise: oben in der Tentakelscheide befindet sich eine kleine mit Muskeln versorgte Oeffnung („Diaphragma“), die in die Leibeshöhle führt; wenn die Wohnkammer über dem eingezogenen Polypide durch das Operculum verschlossen ist, wird die Hervorstreckung des Tieres dadurch zustande gebracht, daß dasselbe durch die erwähnte Oeffnung das unter dem Operculum (in der Tentakelscheide) befindliche Meerwasser in die Cölomhöhle einpumpt und so die Devagination

bedingt, zugleich mit der Hebung des keine Oeffnungsmuskeln besitzenden Operculums. Umgekehrt soll bei der Schließung der Wohnkammer der Inhalt der Leibeshöhle in die Tentakelscheidenhöhle und von da nach außen partiell entleert werden. PERGENS gibt an, daß er diesen Vorgang durch das Wandern von Karminteilchen durch die Leibeshöhlenöffnung direkt verfolgen konnte. (Es bestehen allerdings noch andere Erklärungen dieser Vorgänge, welche insbesondere der Ausstülpung zugrunde liegen sollen, z. B. von NITSCHE.) Nach BRONN (2) kommen bei den Eschareen zuweilen gleichzeitige Klappdeckelbewegungen der sämtlichen Individuen des ganzen Stockes vor.

Bei den kalkzelligen Bryozoen vermittelt die Oberfläche des Tentakelträgers fast allein den Gaswechsel. Es würde vielleicht gelingen, eben bei diesen spezielle Atemmechanismen zu entdecken. Inwieweit die sogenannten Vibracula, deren durch zwei antagonistisch wirkende Muskeln bewegter borstenartiger Fortsatz (= modifizierte Mandibula der Avicularien) beständig die Oberfläche der Kolonie fegt und nach der allgemeinen Ansicht die letztere vor Belästigung durch verschiedene Tiere sowie vor Verunreinigung schützt, zugleich im Dienste des Gaswechsels tätig sind, muß noch dahingestellt bleiben. Auch die merkwürdigen Avicularien weisen rhythmische automatische Bewegungen auf, insbesondere Schwankungen des Stieles, doch sind diese Gebilde wahrscheinlich nur als Schutzorgane der Kolonie aufzufassen.

Literatur.

Bryozoen.

1. ***Allen, H.***, *Vitality of freshwater Polyzoa (Plumatella vesicularia). Proc. Ac. Nat. Sc. Phil., Vol. 2 (1882), p. 223. — Journ. R. Micr. Soc., (2) Vol. 3 (1882), p. 45.*
2. ***Bronn, H. G.***, *Malacozoa acephala in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3, T. 1 (1862), p. 53.*
3. ***Delage, Y.***, *et* ***Hérouard, E.***, *Traité de zoologie concrète. T. V. Les Vermidiens, Paris 1895, p. 47—155.*
4. ***Hancock, A.***, *On the anatomy of the freshwater Bryozoa, with descriptions of three new species. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Ser. 2 Vol. 5 (1850), p. 180.*
5. ***Harmer, S. F.***, *On the morphology of the Cheilostomata. Quart. Journ. Micr. Soc., Vol. 46 (1902), p. 263.*
6. — *Polyzoa. Cambr. Nat. Hist., Vol. 2 (1896), p. 465.*
7. ***Kraepelin, K.***, *Die deutschen Süßwasserbryozoen. Eine Monographie. I. Anat.-syst. Teil, p. 83. Abhandl. a. d. Gebiete d. Naturwiss., herausg. v. Naturwiss. Verein Hamburg, Bd. 10 (1887).*
8. ***Lampert, K.***, *Das Leben der Binnengewässer, Leipzig 1899, p. 43.*
9. ***Milne Edwards, H.***, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris 1857, p. 14.*
10. ***Pergens, E.***, *Untersuchungen an Seebryozoen. Zool. Anz., Bd. 12 (1889), p. 504—510 u. 526—533.*
11. ***Vigelius, W. J.***, *Die Bryozoen gesammelt während der 3. u. 4. Polarfahrt des W. Barents etc., Amsterdam 1884, p. 46. (Neap. Jahrb.)*
12. ***Williams, T.***, *On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 12 (1853), p. 249.*

VI. Brachiopoda.

Die Brachiopoden atmen nach einigen Autoren hauptsächlich durch die Arme, nach anderen durch den Mantel [resp. die dünne Innenfläche des letzteren, PAGENSTECHER (7), MORSE (6), SHIPLEY (10) oder deren Schalenauswüchse, SCHULGIN (8), JOUBIN (3)]; spezielle Bewegungen, die sich als ausschließlich respiratorisch

deuten ließen, kommen wahrscheinlich nicht vor, doch lassen sich an den Armen die Tentakelchenbewegungen, die wohl auch dem Nahrungserwerb dienen, gleichfalls als Atembewegungen auffassen. Sonst besitzen vielleicht auch die Schalenbewegungen, durch oft sehr komplizierte Muskulatur bewirkt (da sowohl das Schließen als auch das Oeffnen der Schalen aktiv zustande kommt) ebenfalls eine gewisse Bedeutung für den Gaswechsel. In der Hauptsache aber wird der Wasseraustausch an den respiratorisch tätigen Körperflächen durch Flimmertätigkeit bewirkt.

Die Armapparate sind (besonders bei jungen Tieren) den Lophophoren der Bryozoen in vielfacher Hinsicht ähnlich. Diese großen Organe sind meistens spiral gewunden: sie entspringen gleichsam zu beiden Seiten der Mundöffnung, zu welcher ihre auf den äußeren Seiten verlaufende tiefe Rinne führt, die vorn eine vorragende Leiste, die Armlippe, dorsal eine doppelte Reihe von Cirren trägt. Die tentakelartigen Cirren sind außerordentlich beweglich; indem sie sich in die Rinne hinein neigen, können sie die Nahrungskörperchen in dem durch das Wimperspiel daselbst erzeugten Wasserstrome fangen und zum Munde befördern. Die zarten Wände der Cirren und ihre Wimperbekleidung sind der Gaswechseltätigkeit sehr günstig. Innerhalb der Arme verläuft ein großer axialer Kanal, welcher distal blind und proximal in einer Ampulle endigt, welche von der Körperhöhlenflüssigkeit umspült ist, aber keineswegs mit der Körperhöhle kommuniziert; ein anderer, kleinerer Kanal läuft unter den Cirrenreihen, entsendet in die Cirren blind endigende Ausläufer und endet selbst blind in der Armspitze, während er sich basal in die allgemeine Körperhöhle ergießt. Auch Blutgefäße dringen in die Cirren hinein. Die Tentakeln besitzen longitudinale Muskelfasern, welche sie zu allseitigen Bewegungen befähigen. — Die Arme selbst sind bei vielen Brachiopoden fast unbeweglich; doch kann *Rhynchonella* ihre Arme bis auf eine Distanz, die viermal größer ist als der Schalendurchmesser, hervorstrecken; die Arme weisen langsame Bewegungen auf (Morse, 6); ähnliches berichten Delage-Hérouard (2) über *Cistella* und *Lingula*.

Der Mantel ist eine Duplikatur der Körperwand, die auf dem freien Rande eine Reihe Borsten trägt (die bei halbgeöffnetem Zustande der Schalen hinausragen, beim Schließen eingezogen werden) und in welche sich die Körperhöhle nur durch beschränkte Ausläufer fortsetzt, die man Palleal- oder Genitalsinus nennt; die verästelten Fortsätze derselben, ebenfalls vom flimmernden Peritoneum ausgekleidet, dringen durch den Mantel bis zum freien Rande desselben, wo sie einen Marginalsinus entstehen lassen. Diesen Einrichtungen schreibt z. B. insbesondere Morse die hauptsächlichste respiratorische Bedeutung zu. Nach ihm sollen die Mantelfalten hervortreten, wenn das Tier nach dem Eingraben in den Sand aus den drei Gruppen von Borsten am Vorderrande durch Verkleben mit Schleim flache Rohre bildet, wobei die lateralen je einen starken Wasserstrom nach innen, das mittlere einen nach außen befördern. Man hat auch an die Möglichkeit einer respiratorischen Tätigkeit der Mantelpapillen gedacht, die in die Schalenkanäle eindringen, z. B. insbesondere Schulgin (8).

Die Larven sind freischwimmend.

Literatur.

Brachiopoden.

1. **Bronn, H. G.**, *Malacozoa acephala in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3, Abt. 1 (1862), p. 53 etc.*
2. **Delage, Y.**, et **Hérouard, E.**, *Traité de zoologie concrète. T. V. Les Vermidiens, Paris 1895.*
3. **Joubin, L.**, *Sur l'anatomie des Brachiopodes du genre Crania. Compt. rend. Acad. Sc., T. 100, p. 464.*
4. **Milne Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris 1857, T. 2, p. 23 etc.*
5. **Morse, E. S.**, *The systemical position of the Brachiopods. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist., Vol. 15 (1873), p. 315—373 (zit. nach Delage-Hérouard).*
6. — *Observations on the Brachiopods. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 5 (1902), p. 313.(Nach Neap. Jahrb., 2.).*
7. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin 1880, p. 163.*
8. **Schulgin, M. A.**, *Argiope Kowalewskii. Ein Beitrag zur Kenntnis der Brachiopoden. Ztschr. f, wiss. Zool., Bd. 41 (1884), p. 116.*
9. **Shipley, A. E.**, *On the structure and development of Argiope. Mitteil. Zool. Stat. Neap., Bd. 4 (1883), p. 494.*
10. — *Brachiopods. The Cambr. Natural History, Vol. 3, London 1895, p. 471.*

VII. Echinodermata.

Allgemeines.

Bei den Echinodermen wird eine große Mannigfaltigkeit der zum Gaswechsel dienenden Vorrichtungen gefunden, von völlig undifferenzierten, wo die Atmung nur als Nebenfunktion auftritt, bis zu den hochentwickelten speziellen Atemorganen und Atembewegungen. (Wir verweisen auf den Abschnitt über „Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung" dieses Handb.)

Die Flimmerorgane an den respiratorisch tätigen Ambulacralgebilden, an den dem Cölom entspringenden Kiemenbläschen der Asteroideen, an den sogenannten „äußeren Kiemen" der Echinoideen, in der Nachbarschaft der Tentakelschuppen der Ophiuroideen usw. sind im Dienste des Wasserwechsels stehende Vorrichtungen der Haut; bei den Ophiuroideen wird das Wasser in den „Bursal taschen" sogar durch ausgiebige Muskelbewegungen erneuert. Die zarthäutigen äußeren Gebilde des Ambulacralsystems sind auch im Inneren mit lebhaft flimmerndem Cilienbesatze ausgestattet; außerdem wird auch bei der Lokomotion (Ambulacralfüßchen mit Saugscheibenvorrichtungen) oder beim Tasten (Ambulacraltentakel oder Palpen, ohne Saugscheiben) ihr Flüssigkeitsinhalt verschoben; bei den Echinoideen würden noch die in beständiger schwingender Bewegung befindlichen Buccalfüßchen (oder sogenannten Ambulacralkiemen) anzuführen sein. Bei den Holothurien zeichnen sich die oft außerordentlich entwickelten Tentakel, denen wahrscheinlich ebenfalls respiratorische Bedeutung zukommt, durch große Beweglichkeit aus.

Ueber den Flüssigkeitsaustausch zwischen dem Wassergefäßsystem und dem äußeren Medium (bei den Asteroideen, Ophiuroideen, Echinoideen durch die Madreporenplatte, bei den Crinoideen vermittelst der Leibeshöhle) und die wahrscheinlich nur indirekte respiratorische Bedeutung desselben sind erst genaue Untersuchungen erforderlich (s. auch dieses Handb. die phys.-chem. Erscheinungen der Atmung). Es haben vielleicht auch die stetigen In-

haltsverschiebungen zwischen den verschiedenen Abschnitten des Wassergefäßsystems eine gewisse respiratorische Bedeutung (s. insbesondere bei den Holothurien). Das gleiche gilt für die Leibeshöhle (die bei den Crinoideen durch die Kelchporen mit dem äußeren Medium direkt kommuniziert); insbesondere müssen da die Kiemenbläschen (Papulae) der Asteroideen, welche Gebilde stark ausstreckbar und im höchsten Grade kontraktionsfähig sind, in Betracht gezogen werden. Als wahrscheinlich respiratorisch tätige Organe sind endlich die Fortsetzungen des Peripharyngealsinus bei den Echinoideen (mit komplizierten Bewegungsvorrichtungen für die Zirkulation ihres Flüssigkeitsinhaltes ausgestattet) anzuführen.

Bei den Echinoideen entfaltet wahrscheinlich der mit Seewasser beständig durchströmte Nebendarm eine ausgiebige Atmungstätigkeit. Als spezielle Atembewegungen sind bei den Crinoideen die rhythmischen Bewegungen des Analtubus (Analkegels) erkannt worden. Die Holothurien atmen größenteils durch die Wasserlungen oder Kiemenbäume, die durch die rhythmischen Kloakenbewegungen (sowie vielleicht auch durch Allgemeinbewegungen des Körpers) ventiliert werden und in denen eigene unregelmäßig rhythmische Bewegungen für die Durchmischung des Atemwassers Sorge tragen.

Die Echinodermenkeime und -larven sind mit Flimmerorganen ausgestattet.

Spezielles.

a) Asteroidea.

Bei den Asteroideen (Seesternen) wird der respiratorische Gaswechsel insbesondere durch die dünnen Wände der Ambulacralfüßchen und der „Kiemenbläschen" oder Papulae vermittelt. Die Ambulacralfüßchen sind bei den Asteroideen hochausgebildete Lokomotionsorgane, deren beständige Aus- und Einstülpungs- sowie tastende Bewegungen einerseits das innere, andererseits das äußere Respirationsmedium erneuern. Als spezielle Atemorgane sind aber die Kiemenbläschen der Kiemen tätig, im ausgestreckten Zustande tentakelartige oder bläschenförmige Ausstülpungen des Cöloms, die in großer Anzahl zwischen den Skelettplatten auf der dorsalen Fläche der Arme und der Scheibe [nach Lang (19) bei Phanerozonien, zugleich auf den lateralen Flächen der Arme und der Oralseite bei den Cryptozonien] vorkommen und nur durch eine dünne Hautschicht bedeckt sind (die Bindegewebsschicht derselben ist sehr vermindert, ohne Kalkteile); feine longitudinale und zirkuläre Muskeln bedingen eine merkwürdige Kontraktionsfähigkeit dieser Gebilde, so daß sich dieselben völlig von der Oberfläche einziehen können. Die äußere sowie die innere Fläche dieser Atemorgane zeichnet sich durch beständige Wimperbewegung aus; es läßt sich da in ihrem Innern ein beständiges Zu- und Abströmen der Leibeshöhlenflüssigkeit leicht verfolgen, während außen wieder das Seewasser auf ihrer Oberfläche erneuert wird. Allen hat nach Mac Bride (23, p. 469) gesehen, daß *Astropecten*, in der Ruhe im Sande eingegraben, das Zentrum der aboralen Fläche kegelartig hervorstülpt, um den Wasserzutritt zu den Papulen frei zu machen. Nach

Cuénot (5) dienen die kurzen Stacheln in der Umgebung (in den Zwischenräumen der Marginalplatten) durch ihre Flimmerbewegung zur Erneuerung des Wassers über den Kiemen (*Luidia, Astropecten, Psilaster*) bei den Porcellanasteriden (Mac Bride) sorgt vielleicht der beständige „epiproctal cone“ für Wassererneuerung mit seinen „cribriform organs“.

Ueber die Wasserströme an der Madreporenplatte berichtet Cuénot (5), daß er bei *Astropecten*, *Luidia* u. a. nichts davon entdecken konnte. Aber Ludwig sah bei *Asterina gibbosa* und *A. Pancerii* in dem Steinkanale einen von außen nach innen gerichteten Strom; er ist der Meinung, daß die Flüssigkeit durch denselben Weg wieder nach außen entleert werden kann. Man könnte damit vielleicht die von Hartog gemachte Beobachtung in Beziehung bringen, daß bei *Asterias* der Flüssigkeitsstrom aus der Madreporenplatte nach außen floß (deswegen spricht er von exkretorischer Tätigkeit des Systems). Doch sind die Verhältnisse ungenügend durchforscht. (Bei Williams haben wir eine Angabe gefunden, daß man etwa jede oder jede zweite Minute einen „powerful current“ aus dem „madreporiform tubercle“ von *Asterias rubens* austreten sehe, aber keine „Inspiration“; er hält die Erscheinung für eine Exkretion aus dem Ambulacralsystem). — Auch die Verdauungsröhre scheint an dem Gaswechsel keinen größeren Anteil zu haben, um so mehr, als die winzige Afteröffnung vielleicht überhaupt nicht zur Entleerung der Exkremente verwendet wird (auch das Rectum ist verkümmert); doch zitiert Pagenstecher (27a) Stimpsons Angabe, daß die Seesterne in besondere interradiale Blindsackanhänge Wasser einpumpen sollen. Ohne die Verhältnisse eingehender verfolgt zu haben, bemerke ich nur, daß ich bei den im kleinen Aquarium gehaltenen Seesternen während der Nahrungsaufnahme immer eine mächtige Aufblähung der dorsalen Region der Körperscheibe gesehen habe, die durch starke Wasseraufnahme in den Magen bedingt werden könnte, obzwar es sich auch noch um einen Prozeß handeln kann, durch den die Ausstülpung des Magens über die Nahrung bedingt wird: es wollen Mac Andrew und Barret (22) nachgewiesen haben, daß der Magen durch den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit herausgepreßt wird.

Cuénot erklärt den betreffenden Mechanismus so, daß sich die Muskeln der Körperwand kontrahieren und alle disponible Flüssigkeit in den Raum zwischen den Buccalwänden und dem Oesophagus und bei der Rückkehr des Magens in den Körper (bei erschlafften Körperwandmuskeln) durch die Tätigkeit der Muskeln „des brides oesophagiennes“ wieder in die Arme gepreßt wird; doch dem widerspricht die angeführte Beobachtung, daß sich bei der Magenausstülpung die dorsale Region der Scheibe mächtig aufbläht; würde es sich aber dabei um irgend eine rasche Aufnahme des Seewassers in die Körperhöhlen handeln, so könnte man der Erscheinung einen gewissen Wert für die Respiration nicht absprechen.

In Anbetracht der ungenügenden Kenntnis der funktionellen Beziehungen der Cölom-, der lakunären (hämalen) sowie perilakunären (perilymphatischen, pseudohämalen) Höhlen, ja sogar auch des Wassergefäßsystems zueinander dürfte die richtige Beurteilung des Geschehens erst von der Zukunft zu erwarten sein (s. auch dieses Handb. phys.-chem. Erscheinungen der Atmung).

b) Ophiuroidea.

Die Ophiuroideen (Schlangensterne) atmen einerseits durch die Ambulacraltentakel, deren tastende Bewegungen nebst der ausgiebigen schlängelnden Lokomotion der Arme die Wasserschicht an der Oberfläche derselben erneuern. Auch Oestergren (27), der neuerdings die lokomotorische Funktion dieser saugscheibenlosen Füßchen dargetan hat, erkennt ihre gleichzeitige respira-

torische Tätigkeit an, ja hält es für möglich, daß dieselbe (sowie die sensorische) oft wichtiger sein kann als die lokomotorische.

Die in den Sandboden sich eingrabenden Tiere lassen nach Mitsukuri und Hara (26) wenigstens 1 oder 2 Arme draußen, wohl zu Atemzwecken. Außerdem finden sich in den Ventralrinnen, insbesondere in der Nachbarschaft der größeren Tentakelschuppen, große Wimpern vor, durch deren Tätigkeit eine intensive Strudelung des Wassers bewirkt wird. Auf diese Weise ist selbst beim eingegrabenen oder zwischen Felsen und Steinen eingeklemmten Tiere für die ausgiebige Wassererneuerung in den „Wimpergängen" gesorgt (Hamann, 11). Reichensperger (32) findet überhaupt, daß das Epithel zahlreiche Wimperstreifen bildet, welche die stetige Zufuhr von Wasser zur Scheibe hin fördern. Mangold (24) hat ausführlich das komplizierte Flimmerspiel an den Flimmerstacheln (sowie in der Fortsetzung des Flimmerbandes zwischen den gegenüberliegenden Stacheln, am zentralen Wirbelrande quer über der Ventralfläche) bei *Ophiopsila* beschrieben; er will über die Bedeutung dieser mächtigen Längs- und Querbewegungen der Wimpern nichts Sicheres aussagen, da dieses Verhalten auf die erwähnte Gattung beschränkt sein soll und die letztere keine Lebensäußerung aufweist, durch die sie sich von den übrigen Ophiuriden unterscheiden würde. Vielleicht könnte man hierin eine Atemvorrichtung erblicken, man müßte aber den Grund ihres auf *Ophiopsila* beschränkten Vorkommens beleuchten.

Andererseits dienen dem Gaswechsel als spezielle Atemorgane (Ludwig) 5 Paare großer sackförmiger Einstülpungen des Integuments, Bursae oder Bursaltaschen, auch Genitaltaschen genannt (da in dieselben die Gonaden münden; bourses respiratoires, poches génitales etc.): dieselben sind völlig von der Leibeshöhle getrennt und sind nur mit der Außenwelt in Verbindung durch die 5 Paare von schlitzförmigen Bursalspalten („Genitalspalten"). Die Bursalwand sowie die Genitalspalten sind mit langen Wimperzellen bedeckt, durch deren Flimmerung Wasser in den Atemtaschen erneuert wird (z. B. Hamann bei *Ophioglypha*). Aber ein ausgiebigerer Wasserwechsel geschieht wohl durch die abwechselnden Depressionen der Dorsalplatte [nach Delage und Hérouard (7, p. 120) sind die zugehörigen Respirationsmuskeln bisher unbekannt]. Cuénot (5, p. 437) macht auf die eigentümliche Disposition der Respirationssäcke bei *Ophiothrix fragilis* und *Ophiocoma scolopendrina* aufmerksam: die beiden Säcke eines jeden Interradius senden in den starken Interradialmuskel Divertikel aus, wo sie sich bei *Ophiocoma* sogar zwischen den Muskelbündeln verzweigen; es scheint dem Autor kaum wahrscheinlich, daß es sich hierin nur um eine Gaswechselvorrichtung dieses Muskels handelt, vielmehr liegt da eine Vorrichtung für die Erleichterung der Flüssigkeitszirkulation in den betreffenden Respirationssäcken vor (bei den Kaubewegungen).

Apostolidès (1) hat bei *Ophiura* (*texturata*, *albida*, *granulata*) und *Ophiocoma* (*filiformis*, *neglecta*, *rosula*) das rhythmische An- und Abschwellen des Körpers beobachtet; in der Rückenlage läßt sich mittels Suspension von gefärbten Partikeln ein doppelter Wasserstrom an den Genitalspalten sicherstellen (es scheint aber, daß der Autor den Wänden der „sacs respiratoires" die aktive Einsaugung und Austreibung des Atemwassers zuschreibt, während

in den Bursalwänden keine Muskelschicht vorkommt). — Bei der auch sonst vielfach abweichenden *Ophiactis virens* fehlen die Bursae. Der Gaswechsel wird da (nach CUÉNOT, p. 438) durch den hochentwickelten Ambulacralapparat, dessen „Blutkörperchen“ Hämoglobin enthalten sollen, verrichtet.

Es läßt sich auf Grund der vorliegenden Untersuchungen nicht angeben, inwieweit das durch die Madreporenplatte aufgenommene Seewasser für den Gaswechsel von Belang ist. Die Madreporenplatte ist bei den Ophiuroideen ventral verlagert, wo eine von den 5 Oralplatten einen verhältnismäßig großen Hydroporus besitzt. Nach RUSSO (34) läßt sich in der Madreporenplatte von *Ophiothrix* ein von außen nach innen gerichteter Strom nachweisen (doch handelt es sich vielleicht nur um eine gelegentliche Beobachtung — man würde wahrscheinlich ein anderes Mal das Umgekehrte sehen können). Bei *Ophiactis virens* berichtet CUÉNOT von der Abwesenheit von Blutkörperchen, die sonst das Wassergefäß füllen, in den Wasserkanälen: der von außen nach innen gerichtete Strom schwemmt sie weg (p. 564).

Im Gegensatz zu den meisten Echinodermen kommt dem Darmkanal der Ophiuroideen keine größere Atemtätigkeit zu, wohl in Zusammenhang mit seiner geringen Entwicklung, insbesondere der Abwesenheit von Enddarm und Afteröffnung.

c) Echinoidea.

Bei den Echinoideen (Seeigeln) kommt eine größere Mannigfaltigkeit der Atemmechanismen als bei den Asteroideen und Ophiuroideen vor, wobei zwischen den verschiedenen Gruppen derselben wahrscheinlich große Unterschiede bestehen werden.

Die Ambulacralfüßchen lassen sich als Nebenorgane der Atmung anführen, da sie ganz dünne Wände besitzen, so daß bei ihrer großen Oberflächenentwicklung für den Gaswechsel zwischen dem äußeren und inneren Medium günstige Bedingungen vorliegen, um so mehr, als hierzu noch die Beweglichkeit dieser Gebilde kommt, sowie die Flimmerbewegung sowohl an der äußeren als auch der inneren Oberfläche. Eine spezielle Atemtätigkeit könnte man da den Buccalfüßchen zuschreiben, die gewöhnlich in 5 Paaren um die Mundöffnung stehen (bei *Cidaris* aber z. B. besitzt ein jeder Radius mehrere Paare davon usw.), die Nahrungsobjekte höchstens fein berühren, aber niemals sich am Transporte derselben zur Mundöffnung beteiligen und auch nicht bei der Lokomotion tätig sind; man findet sie in beständiger schwingender Bewegung nach allen Richtungen hin, insbesondere wenn die Nahrung verzehrt wird (DELAGE und HÉROUARD, 7, p. 162). LANG (19) weist auf die in den als Petalodien bezeichneten apikalen Bezirken der Ambulacren vorkommenden „Kiemententakel“ oder „Ambulacralkiemen“ hin, die eine durch Verästelung vergrößerte Oberfläche besitzen (und verhältnismäßig große Ampullen). CUÉNOT (6) bildet die respiratorischen Ambulacralanhänge (Pl. XXVIII, Fig. 56) als aus zwei Teilen (äußerem und innerem) bestehend ab und zeichnet darin die hypothetische Richtung des Respirationsstromes ein, indem er aus dem inneren Bläschen die Flüssigkeit durch die eine Oeffnung in den äußeren Tentakelteil und von da kreisförmig zurück durch die andere Oeffnung in die innere Blase strömen läßt. Endlich könnte man noch die als Palpen angeführten Modifikationen der Ambulacralanhänge erwähnen, die nach HAMANN (10) z. B. bei *Centrostephanus* die ganze Oberfläche des Körpers einnehmen, die Buccal-

region ausgenommen, und keine Saugscheibchen besitzen, also für die Lokomotion belanglos sind, aber, extendiert, bis die Länge des Körperdurchmessers erreichen und wahrscheinlich als Tastorgane wichtig sind; nach Delage und Hérouard (6, p. 195) sind bei den irregulären Seeigeln die saugscheibenlosen Palpen überhaupt sehr oft anzutreffen, im Vergleich mit den regulären. Auch Uexküll (40) hält die am Rücken von *Arbacia pustulosa* befindlichen Tastfüßchen für hauptsächlich im Dienste der Atmung tätig. Mac Bride (23) unterscheidet bei den Clypeastroideen (p. 546) zwischen Lokomotions- und Respirationsambulacralfüßchen, von denen die letzteren dorsal angebracht sind, da die Tiere gewöhnlich zur Hälfte im Sande eingegraben leben; bewimperte Stacheln sollen einen kontinuierlichen Wasserstrom über den Respirationsfüßchen unterhalten (Spatangoiden, p. 550).

Die sogenannten äußeren Kiemen sind bei den meisten regulären Seeigeln vorkommende 5 Paar verästelte Gebilde, die der Peripherie des Mundfeldes interradial aufsitzen, an der Insertion der Peristommembran an die Körperschale; es handelt sich um Ausstülpungen der Mundhaut, deren Bindegewebsschicht da stark verdünnt ist (doch noch Kalkkörperchen aufweist): ihre Höhlen sind Fortsetzungen des oralen Sinus oder der Peripharyngeal- (Perioesophageal-)Höhle; ihre äußere sowie innere Oberfläche ist mit Cilien ausgestattet. Bei den Cidariden und Clypeastroiden fehlen die äußeren Kiemen. Pagenstecher (27a) bemerkt, daß sich diese Respirationsorgane bei den Seeigeln erst zur Zeit der Geschlechtsreife (und der damit einhergehenden allgemeinen Wachstumsbeschleunigung) heranbilden, zur Deckung des höheren Sauerstoffbedarfes.

Dem ganzen komplizierten Blasensystem der Seeigel hat von physiologischer Seite Uexküll (40) eine eingehende Beachtung gewidmet (er hat dabei — s. Ludwig, 21b — die sogenannten Zahnblasen als Polische Blasen gedeutet, die den Seeigeln abgehen, doch hiervon abgesehen ist seine Abhandlung von prinzipieller Wichtigkeit für die physiologische Auffassung dieser mächtigen Organe, die in den morphologischen Schriften, wie Uexküll nachweist, 40a, weitgehend vernachlässigt geblieben sind).

Nachdem er gezeigt hat, daß die Druckänderungen in der Leibeshöhle ganz selbständig durch den Darm ausgeglichen werden (der als ein nachgiebiges, jederseits offenes Rohr die Leibeshöhle durchzieht) und nachdem er auch die Hypothese von der Otolithenfunktion der Blasen sowie die von Romanes und Ewart (33) aufgestellte Theorie, die Laterne diene der Lokomotion, abgelehnt hat, sucht Uexküll ihre Bedeutung für die Atemtätigkeit darzutun. Die Mundlaterne bildet mit allen ihren Aussackungen ein vollkommen geschlossenes System (Cuénot), welches am normalen Tiere stets unter Druck steht; schneidet man eine Zahnblase an, so schießt ihre Binnenflüssigkeit im Strahl in das umgebende Wasser. Der Druck wird hervorgerufen und reguliert durch den „Kompaßapparat“ („Kompaß“ ist eine schlechte Uebersetzung des französischen compas = Zirkel), die Mundhaut, die Kiemen und die Kiemenöffnungen. Durch elektrische Reizung der dünnen Gabelmuskeln wird die fünfseitige Kompaßmembran auf den inneren Hohlraum gedrückt und gleichzeitig drücken die Gabeln in ausgiebiger Weise auf die unter

ihnen liegenden Gabelblasen. Kontrahiert sich dagegen die Kompaßmembran, wobei sie sich mit den Gabeln kelchförmig aufrichtet, so wird der Binnenraum vergrößert, und der Druck muß sinken; das gleiche kann durch Hervorstülpen und Wiedereinziehen der Mundmembran geleistet werden. Dazu kommt, daß auch die Zahnblasen selbst eine geringe Kontraktilität besitzen. Die Oeffnungen, welche aus dem Blasensystem in die äußeren Kiemen führen, können durch die Mundhaut verschlossen oder weit geöffnet werden; die Kiemen selbst sind ohne Muskeln, also in ihren Bewegungen vollkommen von dem Binnendruck des Blasensystems abhängig.

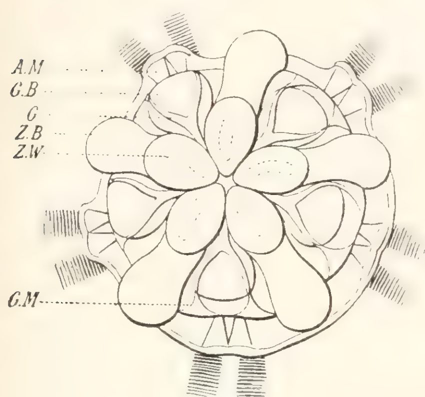


Fig. 1.

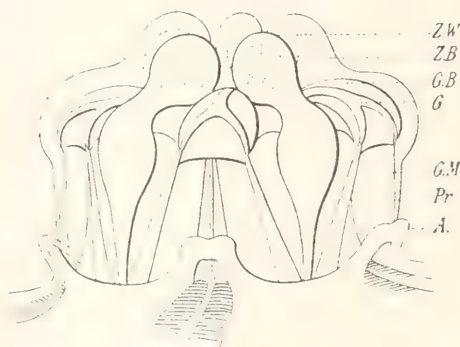


Fig. 2.

Fig. 1. **Blasensystem der Laterne eines mit Nikotin vergifteten** *Sphaerechinus granularis*. Maximale Füllung. Von oben gesehen, schwach verkleinert. (Nach Uexküll.) *A.M* Auricularmuskel, *G.B* Gabelblase, *G* Gabel, *Z.B* Zahnblase, *Z.W* Zahnwurzel, *G.M* Gabelmuskel.

Fig. 2. **Blasensystem der Laterne eines normalen** *Sphaerechinus granularis*. Mittlerer Füllungsgrad. Von der Seite gesehen, schwach verkleinert. (Nach Uexküll.) *Z.W* Zahnwurzel, *Z.B* Zahnblase, *G.B* Gabelblase, *G* Gabel, *G.M* Gabelmuskel, *Pr* Protraktoren, *A* Aurikel.

Nach Uexkülls Ermittelungen wird das Atembedürfnis der Echiniden allgemein sehr niedrig angeschlagen; er hält dasselbe ungefähr demjenigen der kleinen Knochenfische gleich (was die Empfindlichkeit gegen Kohlensäure betrifft). Atembewegungen kann man an normalen Exemplaren nur ausnahmsweise demonstrieren. Ein ganz frisches Tier (*Sphaerechinus granularis*), geöffnet, ausgespült und nach Entfernung der Geschlechtsorgane in frisches Seewasser gebracht und bis zum Verschwinden des Stachelreflexes mit Kohlensäure behandelt, zeigt, wenn man es wieder in frisches Wasser bringt und in den Oesophagus eine lange Nadel mit dem Kopf voran einführt und mittels derselben einen gleichmäßigen sanften Druck in der Gegend des Nervenringes nach allen Seiten ausübt, einen Reflex, durch den die Laterne nach innen getrieben wird; es folgen langsam aufeinander spontane Bewegungen, die der Autor als Atembewegungen zu deuten geneigt ist. Erst steht die Laterne tief, wobei die Kompaßmuskeln mit den Gabeln einen Kelch bilden, alle Blasen gedehnt und voll sind, der Raum zwischen Laterne und Gabeln seine größte

Ausdehnung gewonnen hat; die Kiemen sind eingezogen und die Kiemenöffnungen geschlossen. Dann kontrahieren sich die Zahnblasen, die Laterne bewegt sich nach oben, die Gabeln werden herabgezogen und bringen die Gabelblasen zum Verschwinden: der Raum zwischen Laterne und Gabel wird fast Null; bei Beginn dieser Bewegung werden die Kiemenporen geöffnet, und die Kiemen füllen sich prall. Am Schlusse dieser Bewegung verschwinden die Kiemenöffnungen, um bei Beginn der jetzt umgekehrt verlaufenden Bewegung sich wieder zu öffnen. Bald tritt neben dem Auf- und Abgehen der Laterne auch ein seitliches Neigen derselben ein, dadurch füllen und leeren sich abwechselnd die einzelnen Gabelblasen und so wird eine ausgiebige Zirkulation der Binnenflüssigkeit hervorgebracht. Die Mundhaut und die Kompaßmuskulatur verkleinern den zwischen ihnen liegenden Raum und füllen die äußeren Kiemen, sie streben dann auseinander und vergrößern ihn und geben der gespannten Kiemenhaut die Möglichkeit, ihren Inhalt wieder in den großen Binnenraum zurückzutreiben; Kontraktion und Erschlaffung der Zahnblasen unterstützt das Spiel. Dasselbe kann aber in einzelnen Fällen bewirkt werden — bei still liegender Laterne — durch bloßes Aufrichten und Niedergehen des Kompasses; es wirken dann die Kompaßmuskeln als Inspiratoren, die Gabelmuskeln als Exspiratoren. (Bei den Kaubewegungen erfahren die Blasen keine Aenderungen, die Kompaßmuskeln bleiben ruhig, die Kiemenöffnungen sind verschlossen.)

Die Atembewegungen des geschilderten Apparates sind nach Uexküll keinesfalls als rhythmisches Atemspiel aufzufassen, wo Inspiration und Exspiration einander ablösen, sondern sollen unabhängig voneinander zustande kommen; vielleicht reizt die Kohlensäure des Blaseninhaltes den Nervenring (durch Essigsäure sollen sich die Erscheinungen ebenfalls hervorbringen lassen). Man müßte da allerdings zur näheren Beleuchtung des Regulationsmechanismus neue Versuche (am besten mit bloßem Sauerstoffmangel im Gegensatze zu reicher Sauerstoffversorgung) durchführen; es müßte auch womöglich eine schonendere Methode der Beobachtung ersonnen werden, als die von Uexküll angewandte.

Bei *Arbacia pustulosa* berichtet Uexküll über das Vorkommen von fünf Blasen — kontraktilen Ausstülpungen der Membrana limitans — von denen je eine über je zwei Kiemenöffnungen sich befindet; es wird hier auch eine besonders kräftige Kompaßmuskulatur vorgefunden.

Die Zahnblasen (poches dentaires) liegen interradial, die Gabelblasen oder Stewartschen Blasen oder „inneren Kiemen" radial als Aussackungen der Peripharyngealmembran in die Cölomhöhle (die Zahnblasen enthalten in einem kleinen Teile ihrer Höhle die weichen Basen der zugehörigen Zähne); die Größe derselben variiert bei verschiedenen Arten in weiten Grenzen. Die unmittelbare Nachbarschaft derselben an der Leibeshöhle und die Möglichkeit ausgiebiger Zirkulation durch die von Uexküll beschriebenen Bewegungen spricht für ihre Bedeutung für den Gaswechsel. Lang (19) sowie Sarasins (35) jedoch sind geneigt, den Stewartschen Organen eine solche abzusprechen; Prouho (31) dagegen schreibt ihnen die Atemtätigkeit zu in den Fällen, wo die äußeren Kiemen fehlen (z. B. bei den Cidaroideen — siehe auch

Cuénot (6, p. 392) — wo sie einen großen Teil der Leibeshöhle ausfüllen können; bei den Clypeastroiden zeichnen sie sich durch ungemeine Feinheit ihrer Wandungen aus; im ganzen aber schreibt ihnen Cuénot nur eine unbedeutende Rolle bei der Respiration zu.

Es besteht aber — insbesondere bei den regulären Echinoideen (Lang) — noch ein anderer, vielleicht noch ausgiebiger tätiger Atemmechanismus in dem starken Wasserstrome, der durch den sogenannten Nebendarm unterhalten wird. Der Nebendarm (akzessorische Darm, Sipho) zweigt sich vom Oesophagus als ein enges Rohr ab, verläuft an der Innenseite des Hauptdarmes (der Hauptachse des Körpers zugekehrt) resp. an dem freien Magenrand (der ersten Schlinge der Verdauungsröhre) entlang, um in den Anfang des Darmes wieder einzumünden (bei den Cidaroideen fehlt der Nebendarm, wahrscheinlich nur durch eine gegen das Darmlumen offene Längsfurche nach Art des Endostyls repräsentiert, z. B. *Dorocidaris*; bei den Spatangoiden erwähnt Lang das Vorkommen eines zweiten, dem Darme parallelen Nebendarmes, z. B. *Brissus*, *Brissopsis*, *Schizaster*). Die Struktur der Nebendarmwand ist derjenigen der Darmwand ähnlich, nur daß die Flimmerzellen einfacher organisiert sind (ohne die wahrscheinlich der Verdauung dienenden Granulationen). Es will unter anderen schon Perrier (30) durch Versuche mit Fuchsin nachgewiesen haben, daß ein kontinuierlicher Wasserstrom durch den Oesophagus in den Nebendarm bei *Psammechinus miliaris* eindringt und weiter in die zweite Darmschlinge abgeführt wird, um die Verdauungsvorgänge in der mit Nahrung gefüllten ersten Darmschlinge nicht zu stören; durch die Zartheit der Nebendarmwand wird ein Gaswechsel mit der periviszeralen Leibesflüssigkeit ermöglicht. Giard (9) hat sich vorgestellt, daß der Nebendarm bei *Echinocardium cordatum* das im Sandinhalt des vorderen Abschnittes der Verdauungsröhre enthaltene Wasser aufnimmt und durch peristaltische Kontraktion in den Enddarm und mit den daselbst angesammelten Massen nach außen entleert. Cuénot hat den Gasaustausch zwischen dem Nebendarminhalte und der periviszeralen Flüssigkeit mit Nachdruck hervorgehoben: er beschreibt den Nebendarm der Clypeastroiden (*Echinocyamus*, *Echinodiscus*, *Peronella*); doch weist er darauf hin, daß bei *Dorocidaris* der Siphon fehlt, und daß Marion und Koehler bei den Spatangen, wo die Verdauungsröhre mit Sand vollgepfropft zu sein pflegt, keine Wasserströmung im Nebendarm nachweisen konnten.

Neuerdings hat sich mit dieser Frage Henri (14) beschäftigt: außer der Flimmerbewegung (Cuénot) legte er für das Zustandekommen der Wasserverschiebung auf die Peristaltik der Nebendarmwände Gewicht; an (1—2 mm im Durchmesser messenden) Gebilden hat er rhythmische am Oesophagusende derselben beginnende Wellenbewegungen beobachten können; etwa 10—15 in einer Minute je 2 Sekunden dauernde Wellengänge wurden gezählt (über eine Stunde). Dadurch wird das Wasser gegen die distale Nebendarmmündung gepreßt und zugleich neues aus der Oesophagusmündung geschöpft. Nach einem Querschnitt durch das proximale Ende wird nur eine Oesophaguswelle beobachtet, der Sipho bleibt in Ruhe; auch nach querer Durchtrennung des Oesophagus ohne Berührung des Nebendarmes setzt sich die peristaltische Welle nicht mehr auf

den Nebendarm fort. Er hat auch Reaktionen des Siphons auf elektrische Reize studiert.

Durch die Madreporenplatte scheint nach PROUHO (31) keine außen merkliche, für den Gaswechsel Bedeutung besitzende Wasserströmung stattzufinden, sondern bloße Diffusion. Aber LUDWIG (21) sah im Steinkanale einen lebhaften von außen nach innen gerichteten Strom; an ausgeschnittenen Steinkanälen (mit intaktem Madreporenabschnitte) konnte in der Achse ein Einflußstrom sichergestellt werden, an den Wänden des Trichters floß ein umgekehrt gerichteter Strom (*Sphaerechinus granularis*). Demgegenüber gibt HARTOG (12, 13) an, daß bei *Echinus* ein aus der Madreporenplatte austretender Strom beobachtet werden kann.

Ueber die negative Geotaxis von *Echinus microtuberculatus* im sauerstofffreiem Wasser und „zahllose Bewegungen der Pedicellarien", sowie sein Verweilen an der Grenze von Wasser und Luft s. BAGLIONI (2).

d) Holothurioidea.

Bei den Holothurien (Seewalzen) besitzen wahrscheinlich die gewöhnlichen Ambulacralfüßchen nur geringe Bedeutung für den Gaswechsel, da sie verhältnismäßig wenig entwickelt und größtenteils mit dickeren Wänden versehen sind; die Füßchen des Biviums sind kurz und ohne Saugscheiben — sie werden auch Palpen oder Ambulacralpapillen genannt und werden oft nur zum Tasten verwendet; die Füßchen des Triviums dienen der Lokomotion, sind aber schwächer ausgebildet als bei den Seesternen und Seeigeln.

Umso wichtiger sind die peribuccalen Tentakel, die mindestens in fünf Paaren um die Mundöffnung herum stehen, mächtig entwickelt, dünnwandig und höchst beweglich sind; sie zeichnen sich allerdings durch ungemeine Formmannigfaltigkeit aus, indem sie einfach konisch oder blattförmig, baumartig oder federähnlich verästelt vorkommen; ja auch ihre Zahl unterliegt großen Schwankungen (indem sogar 30 solche Organe angetroffen werden, die nicht mehr regelmäßig radiär verteilt zu sein brauchen); in den Körper hinein setzen sich die Tentakelhöhlen bei den meisten Holothurien in oft sehr geräumige Tentakelsäcke fort und besitzen dort, wo sie in den Transversalkanal (welcher sie mit dem Radialkanal verbindet) übergehen, komplizierte klappenartige, durch Muskeln bewegte Vorrichtungen, durch die ihre Entfaltung und Erschlaffung reguliert werden kann, unabhängig von den Turgeszenzvorgängen in dem übrigen Körper, die eine so wichtige Rolle im Leben dieser Tiere spielen. Diese tentakelartigen Gebilde dienen zum Tasten, Graben, Fangen der Nahrung und Einführen derselben in den Mund, insbesondere die zuletzt genannte Tätigkeit läßt sich oft unablässig beobachten; sie können auch völlig eingestülpt werden, indem sich dann noch das Peristomfeld über dieselben invaginiert. Es können sich nun die einzelnen Tentakel erigieren und wieder kontrahieren, die ganze „Tentakelkrone" kann sich entfalten und in den Mund hineinneigen, sowie die einzelnen Tentakel.

Die anatomische Struktur sowie die Beweglichkeit dieser Organe, welche eine zuweilen großartig entwickelte Oberfläche aufweisen, sprechen unzweideutig für ihre respiratorische Tätigkeit; SEMON schätzt dieselbe hoch, besonders bei den Synaptiden oder Paractinopodiden (*Synapta inhaerens, S. digitata*); CUÉNOT (6) erkennt sie

hier ebenfalls an, obwohl er da auf die verhältnismäßig kleine Entwicklung der Tentakel hinweist und eher der Haut, die sehr dünn zu sein pflegt, den Hauptanteil an dem Gaswechsel zuspricht (ähnlich bei den Elasipoden). Die Synaptiden entbehren die sonstigen speziellen Atemorgane, die wir im folgenden behandeln werden (deswegen werden sie auch „Apneumona“ genannt, auch „Apoda“, da sie keine Ambulacralfüßchen und Palpen besitzen); sie atmen wohl hauptsächlich durch die zarte Haut. Vielleicht kommt da auch den sogenannten Wimpertrichtern (Wimperorganen, urnes ciliées), die oft in großer Anzahl und gruppenweise in der Cölomhöhle angetroffen werden, eine respiratorische Nebenbedeutung zu, insofern sie nach Semper und auch nach Cuénot eine lebhafte Zirkulation der Leibeshöhlenflüssigkeit bedingen; allerdings haben Semon (37) u. a. ganz abweichende Vorstellungen über die Aufgabe dieser Organe ausgesprochen. Schultz (36) sieht die Hauptaufgabe dieser Organe in der Exkretion von Fremdkörperchen, doch neigt auch er zu der Ansicht, daß sie zugleich als Ersatz der Wasserlungen tätig sein können (wie denn wieder die Wasserlungen bei den anderen Holothurien exkretorisch tätig sind).

Es verdienen da Hérouards (16) Beobachtungen über die Entfaltung und Einziehung der Tentakel bei dilatierten oder kontrahierten Körperwänden angeführt zu werden, da es sich dabei um eine auffällige Wasseraufnahme und Wasserentleerung, sowie überhaupt Flüssigkeitsverschiebungen im Körper handelt, denen gewiß eine wesentliche Rolle für den Gaswechsel zukommt. Wir können von einem Stadium ausgehen, welches z. B. dem Zustande eines aus dem Wasser genommenen Tieres entspricht. Die Tentakel sind im Körper versteckt, der Körper ist durch das Zusammendrücken der nach der Entleerung des distalen Verdauungsröhrenabschnittes im Körper übriggebliebenen Flüssigkeit hart geworden (es sollen hierbei sämtliche Muskeln bis auf diejenigen der Polischen Säcke und überhaupt des Wassergefäßsystems kontrahiert sein; beim Herausnehmen des Tieres aus dem Wasser soll ein Wasserstrom aus den baumförmigen Organen durch den After herausspritzen). Wenn sich nun die Muskeln des Wasserringes und der Polischen Blasen kontrahieren, so werden die Radialgefäße gefüllt, verlängert und dadurch auch der Körper dilatiert: infolge dieses Vorganges, sowie gleichzeitig infolge der Volumenverminderung der Polischen Blasen und des Wasserringes stürzt sich bei Eröffnung des Afters das Seewasser in die Kloake. Wird dann der After geschlossen und ziehen sich die Längsmuskeln der Körperwand zusammen, so wird durch den entstehenden Druck die Ausstülpung der Tentakel bewirkt. Diese Vorgänge können sich wiederholen, bis das Tier vollständig dilatiert wird und das größte Volumen erreicht. Verkürzen sich aber die sämtlichen Muskeln — diejenigen der Polischen Blasen und des Wasserringes ausgenommen — während die Afteröffnung offen ist, so wird viel Wasser aus dem Körperinneren entfernt, das Volumen des Körpers verringert und das erste Stadium herbeigeführt. Bei den geschilderten Veränderungen spielen die Klappenvorrichtungen an den Tentakelsäcken u. a. Vorrichtungen, die wir hier ausführlich nicht beschreiben können, eine große Rolle. Ueber die Kloaken- und Afterbewegungen wird weiter ausführlich berichtet.

Bei den lungenlosen Elasipoden sind oft lange dorsale „Füßchen“ als Respirationsorgane der teilweise im Meeresschlamme vergrabenen Tiere ausgebildet [„dorsal podia“, Mac Bride (23, p. 572), für *Ilyodaemon* abgebildet, noch größere bei *Pessiagone*, *Psychropotes*].

Als spezifische ausgiebig tätige Atemorgane sind bei den Dendrochirotiden, Aspidochirotiden und Molpadiiden, welche (Delage und Hérouard, 7) insgesamt als Actinopodiden zusammengefaßt werden, die Wasserlungen oder Kiemenbäume erkannt worden (auch baumförmige Organe, organes arborescents); es werden allerdings diese „Lungen“ mit Wasser „ventiliert“, und von den Kiemen unterscheiden sie sich dadurch, daß sich das Wasser in ihrem Inneren befindet, während das innere respiratorische Medium außen zirkuliert. Meistens führt ein kurzer gemeinsamer Gang aus der dorsalen Kloakenwand, um sich bald in Aeste zu den zwei Organen zu teilen, von denen das rechte oft größer zu sein pflegt und mehr dorsal, dem rechten dorsalen Interradius entsprechend zu liegen kommt, während das linke sich gegen den linken ventralen Interradius gekehrt findet; es können aber die Lungen auch jede für sich in die Kloake münden. Sie bestehen aus sehr zahlreichen ampullenartig endigenden Verästelungen. Die Struktur der Wand ist im wesentlichen derjenigen der Verdauungsröhre ähnlich, deren Ausstülpungen die Organe darstellen. Nach den meisten Autoren ist die Innenfläche bewimpert.

Die Wasserlungen werden durch rhythmische Bewegungen — die nach Hérouard hauptsächlich durch die Kloake und den gemeinsamen Gang am basalen Teil der Lungen vollführt werden — ventiliert: es handelt sich also keineswegs um abwechselnde Dilatation und Kontraktion der ganzen Masse dieser Atemorgane, durch die das Atemwasser angesaugt und wieder herausgepreßt würde: die an den Wasserlungen zu beobachtenden Bewegungen sind nur derart, daß die einzelnen Endäste und ihre endständigen Erweiterungen sich individuell und ohne irgendwelche Regel zusammenziehen und wieder aufblähen, wodurch der Wasserinhalt der Organe zur Zirkulation gebracht wird. Der Wasserwechsel wird also vorwiegend durch die Kloakenbewegungen besorgt, indem die Kloake zugleich als Reservoir des Atemwassers fungiert. Außerdem besitzen allerdings auch die ringförmigen Kontraktionen der Körperwand, die von einem Körperende zum anderen fortschreiten, eine respiratorische Bedeutung, da dadurch die Zirkulation der Leibeshöhlenflüssigkeit um die Lungen bewirkt wird.

Auch Winterstein (43) gibt an, daß man nach Eröffnung einer Holothurie unter Wasser nur ganz regellose, in den einzelnen Lungenteilen alternierende Volumänderungen beobachtet. Demgegenüber war Tiedemann (39) der Ansicht, daß die Füllung und Entleerung der Wasserlungen durch die Kontraktion und Expansion der Muskelwandungen derselben herbeigeführt würde, und legte außerdem auch auf die Kontraktionen und Expansionen des ganzen Körpers großes Gewicht. Um den letzteren Mechanismus richtig einzuschätzen, müßten allerdings noch spezielle Untersuchungen angestellt werden; teilweise geben aber schon die oben nach Hérouard geschilderten Mittel zur Erschlaffung und Schwellung des Körpers eine Auskunft. Auch nach Semper (38) kommt die Lungenventilation einerseits durch

die Kraft der Kloake und des der äußeren Haut angehörigen Schließmuskels, andererseits durch die Kontraktion und Erschlaffung des ganzen Körpers zustande.

Eingehender hat HENRI (15) die von COHNHEIM und ENRIQUES angegebenen rhythmischen Bewegungen der Marginalgefäße und der Wasserlungen an herausgeschnittenen Komplexen der Verdauungsröhren und der Marginalgefäße sowie Wasserlungen verfolgt: die mit Wasser gefüllten Lungen zeigten sehr regelmäßige Pulsationen, indem sich der Hauptgang von einem Lumen von 5 mm auf 2—3 mm zusammenzog; dadurch wurden die Lungenbläschen bis auf 2 cm dilatiert; durch ihre Kontraktion wird dann der Inhalt zum großen Teile in den Hauptgang entleert. Nach elektrischer Reizung bleibt die betreffende Stelle zusammengezogen, während die übrige Lunge rhythmisch pulsiert. Der Druck beträgt im offenen Röhrchen etwa 2 cm Seewasser. Der Autor gibt an, daß nach der Füllung mit gefärbtem Wasser dasselbe nicht einmal nach 24—48 Stunden herauskommt, andererseits aber soll nach ihm das Seewasser bis in die letzten Verästelungen der Lungen vordringen, also nicht nur in der Kloake erneuert werden. Die mächtigen Lungensäcke bewirken durch ihre beständigen Bewegungen eine gründliche Durchmischung der Perivisceralflüssigkeit.

Schon PEACH (28) hat bei den „Dendropneumones“ die Kloakenmündung sich weit öffnen sehen, wonach Wasser in die Kloake eintrat und gegen das Kopfende getrieben wurde, was sich in kurzen Zwischenräumen mehrmals wiederholte, bis endlich das nämliche aufgenommene Wasser in einem zusammenhängenden trüben Strome wieder ausgestoßen wurde. Nach der Reizung (*Holothuria tubulosa*) wird durch kräftigere Zusammenziehung der Organe ein Wasserstrahl hervorgespritzt (s. oben), wobei auch die Kontraktion der Körperwand mitwirkt, denn nach der Längsdurchschneidung des Tieres wird der Wasserstrom nicht mehr mit solcher Gewalt hervorgetrieben. In 2—4 Minuten nach solcher Entleerung ist das Tier wieder ausgedehnt; wird die Füllung durch Reize verhindert, so erscheint nach 15 Minuten Unruhe, der Körper windet sich und krümmt sich.

Nach ROMANES und EWART (33) kamen bei einer Holothurie (angeblich *Holothuria communis*, während es sich nach LUDWIG um eine Dendrochirote handelte) 6 Kontraktionen in einer Minute vor, nach jeder siebenten oder achten wurde ein stärkerer mit Exkrementen untermischter Wasserstrom während 15—20 Sekunden entleert. SEMPER (38) beschreibt, übereinstimmend mit den späteren Beobachtungen HÉROUARDS, eine ununterbrochene Reihe von Atemzügen, bei denen die Inspiration über die Exspiration überwiegt, bis auf einmal der sehr geschwellte Körper plötzlich aus der weit geöffneten Kloake einen starken Wasserstrahl auswirft. HÉROUARD (16) findet die Atembewegungen bei jungen *Thyone subvillosa* „aktiver“ als bei älteren Exemplaren (z. B. dauert beim 40 mm Tiere die Entleerung 74 Sekunden, bei 15 mm 37,5 Sekunden).

TIEDEMANN (39) hat schon längst (ebenfalls wie MECKEL, s. PAGENSTECHER, 27a, p. 18) über die „Luftatmung“ der Holothurien berichtet; siehe darüber sowie über die neuen Versuche von WINTERSTEIN (43) den Bericht in diesem Handbuche (Die physik.-chem. Erscheinungen der Atmung, daselbst wird auch über das Verhalten der Tentakel und der Mundöffnung bei der Asphyxie berichtet).

Ueber SEMPERs Ansicht von der Darmatmung der *Haplodactyla pellucida* ist ebenfalls schon an der zuletzt erwähnten Stelle dieses Handbuches Bericht erstattet. Für die lungenlosen Elasipoden spricht LANG die Möglichkeit aus, daß eine gewisse Atemtätigkeit den kleinen Blindsäcken des Enddarms zukomme.

Ueber die hydrostatische, exkretorische u. a. Funktion der Wasserlungen s. HÉROUARD (16) und BORDAS (3). LUDWIG ist der Meinung, daß vielleicht die Exkretion ursprüngliche Tätigkeit dieser Organe war, woraus sich durch Funktionswechsel die Atemtätigkeit später entwickelte.

Die Arbeit von PEARSE (29), in der teilweise auch über die Respirationsbewegungen der Holothurien gehandelt wird, war mir nicht zugänglich.

Der Hydrophorkanal mündet bei den Holothurien durch die an einer Anschwellung angebrachte Madreporenplatte frei in der Leibeshöhle. LUDWIG (21) gibt an, daß er ähnlich wie bei anderen Echinodermen darin einen von außen nach innen gerichteten Strom sicherstellen konnte. Ueber die respiratorische Bedeutung desselben ist nichts Näheres bekannt. Auch bei den Larvenstadien „Auricularien" dringen die Farbstoffkörnchen durch den wimpernden Rückenporus in die Hydrocölanlage ein.

e) Crinoidea.

Die Crinoideen (Pelmatozoen, Haarsterne) leben größtenteils auf dem Meeresboden, mittels eines langen Stieles festgewachsen, während die Comatuliden (*Antedon*) nur als pentacrinoïde Larven angeheftet sind, sonst aber frei schwimmen oder sich mit den Armen befestigen. Die Ambulacraltentakel sind saugscheibenlose Gebilde (Palpen), deren transversale basale Muskelzüge durch ihre Tätigkeit die Kommunikation mit dem Radialkanal vorübergehend unterbrechen und so bei der Kontraktion der Wandmuskeln ihre schwache Erektion bedingen können (sie pflegen in Triaden aufzutreten); man kann sie also zugleich auch als Respirationsorgane auffassen, allerdings ohne ausgiebige Tätigkeit (s. aber MAC BRIDE, 23, p. 582). Von einer gewissen respiratorischen Bedeutung der sehr schwellbaren und ausstreckbaren „Saumläppchen" von *Antedon* spricht PAGENSTECHER (27a, p. 18).

Als ein anderes ebenfalls für den Gaswechsel gewisse Bedeutung besitzendes Organ wird schon seit HEUSINGER (17), sowie J. MÜLLER der Analtubus (Analkegel) angeführt, dessen energische Zusammenziehungen einerseits die Exkremente entfernen, andererseits aber auch ohne Faecesentleerungen rhythmisch vorkommen und reines Wasser entleeren; von LANG (19) wird angenommen, daß es sich um alternierende Wasseraufnahme und Wasserabgabe handelt, auch CUÉNOT (6, p. 436) gibt an, daß das Organ abwechselnd Wasser einsaugt und wieder entleert, doch bestehen hierüber keine bestimmten Untersuchungen, sowie es auch ungewiß zu sein scheint, ob die ausgiebigen Bewegungen des Analtubus von eigenen Wandmuskeln, oder von Hautmuskeln ausgeführt werden. Bei der sitzenden Lebensweise der meisten Crinoideen könnte man die Bedeutung dieses Atemrhythmus für sehr wichtig anschlagen. — Es bleibt auch zu entscheiden, ob die von den epineuralen Rinnen durch Cilienschlag erzeugten zur Mundöffnung gerichteten Wasserströme nur der Nahrungszufuhr dienen, oder vielleicht auch das Respirationsmedium (s. MAC BRIDE, 23, p. 582) in den Verdauungskanal befördern (es kommen sonst keine Schluckmechanismen zur Füllung der Verdauungsröhre vor).

Das Wassergefäßsystem kommuniziert mit dem äußeren Medium indirekt, vermittelst des Cöloms durch 5 oder viele, bis Hunderte von winzigen Hydrophorkanälen und durch noch zahlreichere Wasserporen (Kelchporen), welche letztere auf der Oberfläche einfach münden, aber in kleiner Entfernung unter derselben mit einer kleinen ovoïden Kammer ausgestattet sind, wo durch Flimmerhaare ein von außen nach innen gerichteter Strom erhalten wird (HARTOG berichtet über umgekehrte Richtung; aber LUDWIG sah bei *Antedon* immer einen von außen nach innen gerichteten Strom, s. übrigens die allgemeine Zusammenfassung p. 309). Aber noch ungenügender als bei den übrigen Echinodermen sind die physiologischen Verhältnisse dieser Organsysteme bekannt, so daß man über ihre mögliche respiratorische Aufgabe nur Hypothesen aufstellen könnte. Sonst sind die Einrichtungen für die Zirkulation der Leibeshöhlenflüssigkeit (vermittelst der Wimpersäckchen, ciliated cups, corbeilles vibratiles, z. B. CUÉNOT, 6, p. 402; DELAGE u. HÉROUARD, 7) ebenfalls von Bedeutung; wir verweisen da auf die betreffende Abhandlung in diesem Handbuche, Bd. 1, T. 1).

Literatur.

Echinodermen.

1. ***Apostolidès, N.***, *Recherches sur la circulation et la respiration des Ophiures. Compt. rend. Ac. Sc., T. 92 (1881), p. 421.*
2. ***Baglioni, S.***, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Nervensystems. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 425.*
3. ***Bordas, L.***, *Études sur l'anatomie et les fonctions physiologiques des poumons aquatiques des Holothuries. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, T. 5 (1889). (Nach Zool. Ctbl., Bd. 7 (1900), p. 140.)*
4. ***Chun, C.***, *Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Bibliotheca zool., Heft 19, p. 53—76.*
5. ***Cuénot, L.***, *Contribution à l'étude anatomique des Astérides. Arch. de Zool. exp., (2) T. 5 (1888), p. 144.*
6. — *Étude morphologique sur les Échinides. Arch. de Biol., T. 11 (1891), p. 313—680.*
7. ***Delage, Y., et Hérouard, E.***, *Traité de zoologie concrète. T. 3. Les Échinodermes, Paris 1903.*
8. ***Forbes, E., and Goodsir, J.***, *On the natural history and anatomy of Thalassema and Echiurus. Edinb. New Philos. Journ., Vol. 30 (1841), p. 373.*
9. ***Giard, A.***, *Sur un Amphipode (Urothoe marinus) commensal de l'Echinocardium cordatum. Compt. rend. Acad. Sc., T. 82 (1876), p. 76.*
10. ***Hamann, O.***, *Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Anatomie und Histologie der Echiniden und Spatangen. Jenaische Ztschr. f. Naturw., Bd. 21 (1887), p. 87—266.*
11. — *Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Ebenda, Vol. 23 (1889), p. 233.*
12. ***Hartog, M. M.***, *The true nature of the madreporic system of Echinoderms. Ann. of Nat. Hist., Vol. 20 (1887). (S. folg.)*
13. — *On the madreporic system of Echinoderms. Zool. Anz., Bd. 13 (1890), p. 136.*
14. ***Henri, V.***, *Observations sur les contractions du siphon intestinal des oursins. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 1246.*
15. — *Études des contractions rhythmiques des vaisseaux et du poumon aqueux chez les Holothuries. Ebenda, p. 1314.*
16. ***Hérouard, E.***, *Recherches sur les Holothuries des côtes de France. Arch. de Zool. exp. et gén., Sér. 2, T. 7 (1889), p. 534.*
17. ***Heusinger***, *Anatomische Untersuchungen der Comatula mediterranea. Ztschr. f. org. Physik, Bd. 3 (1828), p. 372.*
18. ***Jourdan, E.***, *Recherches sur l'histologie des Holothuries. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, T. 1 (1883), No. 6. (Neap. Jhb.)*
19. ***Lang, A.***, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena 1894. Echinodermen p. 1076 etc.*
20. ***Ludwig, H.***, *Beiträge zur Anatomie der Ophiuren. Zur Kenntnis der Gattung Brisinga. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 31 (1878), p. 216.*

20a. — *Echinodermen. Bronns Klass. u. Ordn., Bd. 2, Abt. 3 (1889—1892).*

20b. — *Welche Organe sind bei den Seeigeln als Polische Blasen zu bezeichnen? Zool. Anz., Bd. 19 (1896), p. 517.*

21. **Ludwig, H.**, *Ueber die Function der Madreporenplatte und des Steinkanals der Echinodermen. Zool. Anz., Bd. 13 (1890), p. 377.*
22. **Mac Andrew and Barrett, L.**, *List of Echinodermata dredged between Drontheim and the North-Cap. Ann. Mag. Nat. Hist., (2) Vol. 20 (1857), p. 43.*
23. **Mac Bride, E. W.**, *Echinodermata. Cambr. Nat. Hist., Vol. 1 (1906), p. 427.*
24. **Mangold, E.**, *Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegungen bei Ophiopsila. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 118 (1907), p. 629—640.*
25. **Milne-Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2 (1857), p. 6 etc.*
26. **Mitsukuri, K.**, *and* **Hara, P.**, *Ophiurian Shoal. Annot. Zool. Japon. Tokyo, Vol. 1 (1897), p. 68. (Neap. Jhb.)*
27. **Östergren, Hj.**, *Ueber die Funktion der Füßchen bei den Schlangensternen. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904).*
27 a. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2 (1880), Berlin.*
28. **Peach** *in Ann. Mag. Nat. Hist., Vol. 15 (1845), p. 171; nach Bronns Kl. u. Ordn. des Tierreichs, Strahlentiere, 1860, p. 389.*
29. **Pearse, A. S.**, *Observations on the behavior of the Holothurian Thyone briareus. Biol. Bull. Woods Holl, Vol. 15 (1908), p. 259.*
30. **Perrier, E.**, *Recherches sur l'appareil circulatoire des oursins. Arch. de Zool. exp. et gén., T. 4 (1875), p. 634.*
31. **Prouho, H.**, *Recherches sur le Dorocidaris papillata et quelques autres Échinides de la Méditerranée. Arch. de Zool. exp. et gén., (2) T. 5 (1888), p. 289.*
32. **Reichensperger, A.**, *Zur Kenntnis des Genus Ophiopsila Forb. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 89 (1908), p. 173.*
33. **Romanes, G. J.**, *and* **Ewart, J. C.**, *Observations on the locomotor system of Echinoderms. Philos. Transact. R. Soc., Vol. 3, London 1882.*
34. **Russo, A.**, *Studii anat. sulla famiglia Ophiotrichidae del golfo di Napoli. Ric. Lab. Anat. Roma, Vol. 4 (1895), p. 157. (Neap. Jhb.)*
35. **Sarasin, C. F. u. P. B.**, *Die Längsmuskeln und die Stewartschen Organe der Echinothuriden. Zool. Anz., Bd. 11 (1888), p. 115.*
36. **Schultz, E.**, *Ueber den Prozeß der Exkretion bei den Holothurien. Biol. Ctbl., Bd. 15 (1895), p. 394.*
37. **Semon, R.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. Mitteil. d. Zool. Stat. Neap., Bd. 7 (1887), p. 272.*
38. **Semper, C.**, *Die Holothurien. Reisen im Archipel der Philippinen, Bd. 2, Leipzig 1868, p. 666.*
39. **Tiedemann, F.**, *Anatomie der Röhrenholothurie, des pomeranzenfarbenen Seesterns und Steinseeigels, Landshut 1817.*
40. **v. Uexküll, J.**, *Ueber die Funktion der Polischen Blasen am Kauapparate der regulären Seeigel. Mitteil. a. d. Zool. Stat. Neap., Bd. 12 (1897), p. 463.*
40a. — *Entgegnung auf den Angriff des Prof. H. Ludwig. Zool. Anz., Bd. 20 (1897), p. 36.*
41. **Williams, F.**, *On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. Ann. a. Mag. of Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 12 (1853), p. 252.*
42. — *On the uses of the sand-canal in the star-fishes. Ebenda, Vol. 19 (1857), p. 55.*
43. **Winterstein, H.**, *Ueber die Atmung der Holothurien. Arch. di Fisiologia, Vol. 7 (1909), p. 33.*

VIII. Enteropneusta.

Bei den Enteropneusten (Hemichordaten) ist bei *Balanoglossus* u. a. der vordere Darmabschnitt durch zwei symmetrische Reihen von Kiemenspalten durchbrochen, deren Anzahl mit dem Alter sich vergrößert; dorsal münden diese zahlreichen, nach Art von Blättern im Buche dicht aneinander gereihten Kiemensäcke in der lateraldorsalen Furche nach außen; es bestehen starke Unterschiede in der gegenseitigen Lage und Anordnung der Verdauungs- und der Kiemenregion des Oesophagus bei den einzelnen Gattungen (Spengel, 8); man wird aber im ganzen lebhaft an die typischen Kiemenspalten der Fische erinnert (allerdings kommen sie bei den Enteropneusten oft in großer Zahl vor, so z. B. bei *Balanoglossus aurantiacus* bis 700 Paare, Harmer, 3). Bei *Balanoglossus misakiensis* hat Kuwano (4) unter anderem die Vereinigung der vordersten 4 Kiementaschen zu

einer Höhle, die jederseits durch einen gemeinsamen Porus nach außen mündet, hervorgehoben.

Das Atemwasser strömt vom Oesophagus durch die Kiemensäcke und die äußeren Oeffnungen derselben nach außen; wahrscheinlich sind die Wimperbesätze der Kiemenwände der hauptsächlichste Motor des Atemstromes (PAGENSTECHER, 5; DELAGE-HÉROUARD, 2), obwohl noch andere Kräfte mitbeteiligt sein können; nach DELAGE-HÉROUARD soll das durch die stets klaffende Mundöffnung aufgenommene Wasser zugleich mit dem Sande durch die Kontraktionen des Pharynx ausgestoßen werden, wobei sich auch die von den Exspirationsöffnungen zu den Septenwänden ziehenden Muskelzüge mitbeteiligen könnten. Doch besitzen wir bisher nur ungenügende Kenntnisse sogar über die Lokalisation der eigentlichen Atemflächen (SPENGEL); vielleicht sind nur die äußeren Teile der Kiemensäcke respiratorisch tätig, während die übrigen Abschnitte derselben nur Zuführungswege darstellen (DELAGE-HÉROUARD).

Außerdem könnte man noch an andere Gaswechsel verrichtende Mechanismen denken: die Hohlräume des Rüssels und des Kragens werden durch getrennt mündende Poren mit Seewasser gefüllt, und indem sich die Muskulatur des Innenraumes um den festen Kern der verschlossenen und zusammengepreßten Flüssigkeit kontrahiert, wird das Kriechen im Sande ermöglicht [nach BATESON (1) soll aber nur der Hohlraum des Kragens Seewasser aufnehmen und entleeren, während der Rüsselhohlraum durch Exkretion sich füllt). KUWANO (4) hat die Verteilung der Hautkapillaren im Rüssel beschrieben. — SPENGEL (7) berichtet, daß sich *Balanoglossus claviger* die Mundhöhle während der Lokomotion stets mit Sand füllt, welcher dann durch den After nach außen entleert wird: es könnte also auch die ganze Darmröhre einen Teil des Gaswechsels besorgen. RITTER (6) gibt an, daß die Bohr- und Ortsbewegung durch Kombination von Flimmer- und Muskelaktion bewirkt wird; während des Bohrens laufen von der Spitze zur Basis des Rüssels Kontraktionswellen, die oft als große Auftreibungen stationär bleiben können und so als Anhaltspunkte beim Bohren dienen, wenn durch Kontraktion der Längsmuskeln der ganze Leib nach vorwärts gezogen wird. — Ueber die Rolle der zuweilen vorkommenden intestinokutanen Gänge und intestinalen flimmernden Furchen ist nichts bekannt.

Ueber das Verhalten von *Balanoglossus clavigerus* bei Ebbe und Flut s. STIASNY (9).

Literatur.

Enteropneusta.

1. **Bateson, W.**, *Continued account of the later stages in the development of Balanoglossus Kowalewskii and of the morphology of the Enteropneusta. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 26 (1886), p. 512.*
2. **Delage, Y., et Hérouard, E.**, *Traité de zoologie concrète. T. 8. Les Procordés, Paris 1898, p. 30. 51.*
3. **Harmer, S. F.**, *Hemichordata. The Cambr. Nat. Hist., Vol. 7, London 1904, p. 11.*
4. **Kuwano, H.**, *On a new Enteropneust from Misaki, Balanoglossus misakiensis. Annot. Zool. Japon. Tokio, Vol. 4 (1902). (Neap. Jhb., p. 77.)*
5. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2 (1880), Berlin.*
6. **Ritter, W. E.**, *The movements of the Enteropneusts and the mechanism, by which they are accomplished. Biol. Bull. Woods Holl, Vol. 3 (1902), p. 255. (Neap. Jhb., p. 78.)*
7. **Spengel, J. W.**, *Zur Anatomie des Balanoglossus. Mitteil. Zool. Stat. Neap., Bd. 5 (1884), p. 499.*

8. *Spengel, J. W., Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora des Golf. v. Neap. u. d. angr. Meer., Bd. 18, Berlin 1893.*

9. *Stiasny, G., Zur Kenntnis der Lebensweise von Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje. Zool. Anz., Bd. 35 (1910), p. 561.*

IX. Arthropoden.

A. Pycnogoniden.

Die Pygnogoniden (Pantopoden) besitzen keine spezifischen Atemorgane; es wird (von Hoek 42, 43) den engen Porenkanälen der Haut (die einige, z. B. Dohrn, mit den Hohlräumen der Haut sich verbinden lassen) eine respiratorische Tätigkeit zugesprochen. Außerdem macht Dohrn (27) auf die im Innern des Darmes und seiner Anhänge sich in steter, durch die Kontraktionen der Darmwand hervorgebrachter Bewegung befindenden, freien Vakuolen (wahrscheinlich losgelösten veränderten Darmzellen) aufmerksam, die vielleicht einerseits mit Nahrungsverarbeitung, andererseits mit der rectalen Atmung in Zusammenhang zu bringen sind; der Rectalöffnung schreibt er nur respiratorische Bedeutung zu (die Exkremente sollen durch dieselbe nicht entleert werden); das Integument hält Dohrn für undurchgängig und die Porenkanäle für Exkretionsöffnungen der Körperwanddrüsen. Doch liegen über die angebliche Rectalatmung keine direkten Beobachtungen vor. S. auch Thompson d'Arcy (91).

B. Crustaceen.

Allgemeines.

Bei den Crustaceen sind, sofern sie keine speziellen Atemorgane besitzen, sondern durch die Haut, welche wenigstens an gewissen Stellen dünn ausgebildet ist und oft große Oberflächenentwickelung aufweist, ihren Gaswechsel verrichten (fast sämtliche Copepoden, Ostracoden, einige Cirripedien, von den Schizopoden Mysideen, von den Decapoden Leucifer), die Lokomotionsbewegungen zugleich als Bewegungsmechanismen der Atmung tätig; im Anschluß an die Gliedmaßen sind dann in großer Verbreitung spezielle Atemorgane — Kiemen — entwickelt, an deren Oberfläche bei Lokomotions- oder Nahrungsaufnahmebewegungen oder durch spezielle selbständige Atembewegungen das äußere Medium erneuert wird (Branchiopoden etc.). Doch kommen schon bei den keine speziellen Atemorgane aufweisenden Krebstieren (z. B. bei einigen nicht freischwimmenden Copepoden) auch ohne Lokomotion in der Ruhestellung rhythmische Bewegungen der Extremitäten vor, die man mit vollem Rechte als Atembewegungen erklären darf. (Bei den Parasiten sorgt der Wirt selbst gewöhnlich durch seinen Atemstrom für den Wasserwechsel, z. B. Fische, andere Crustaceen).

Als spezielle Atembewegungsmechanismen behufs Wassererneuerung an der Kiemen- oder an der atmenden Rückenschild-(Cephalothorax-)Oberfläche kommen Anhänge der proximalen Gliedmaßen (oder ganze vordere Gliedmaßenpaare) in Betracht, wobei diese Organe selbst keine wichtige Gaswechseltätigkeit verrichten. Am höchsten sind diese Ventilationsvorrichtungen, zuweilen in der Mehrzahl, bei den Decapoden entwickelt, wo auch

die Kiemenhöhle bis auf mannigfaltig lokalisierte Ein- und Ausströmungsöffnungen, an denen die wichtigsten der erwähnten Bewegungsapparate (Strudelorgane) angebracht sind, völlig verschlossen sein kann. Auch die distalen Gliedmaßenpaare (Abdominalfüße), Schwanzflossen etc. pflegen als Wasserwechsel besorgende Organe aufzutreten.

Aber auch andere Ventilationseinrichtungen werden angetroffen, wie z. B. Schließungs- und Oeffnungsbewegungen der Schalen (Cirripedien u. a.), Hebungen und Senkungen des Cephalothorax (Decapoden).

Die Verdauungsröhre kommt in ihrem Enddarmabschnitt als Atemorgan bei verschiedenen Crustaceengruppen in Betracht (Copepoden, Branchiopoden, Cirripedien, Isopoden, Decapoden), doch hauptsächlich wohl nur als Hilfsfaktor des Gaswechsels.

Die Fähigkeit der Luftatmung ist bei Cirripedien, Isopoden, Decapoden in höchst verschiedenem Maße vorhanden, von den Fällen, wo die Luft nur zur Sauerstoffbereicherung des Atemwassers verwendet wird, bis zu speziellen Luftatmungseinrichtungen der seltenen tatsächlichen „Luftatmer".

Durch Sauerstoffmangel werden in einigen bisher untersuchten Fällen die Atembewegungen beschleunigt, beim Sauerstoffreichtum werden sie seltener, während bei anderen (*Squilla mantis*) nur die Kohlensäure einen regulierenden Einfluß ausüben soll, sonst aber über reflektorische Einflüsse berichtet wird. (Ueber das nur reflektorisch regulierbare Atemzentrum der Poeciloподen s. daselbst.)

Spezielles.

1. Copepoden.

Bei den Copepoden sind keine spezifischen Atemorgane vorhanden; der verhältnismäßig kleine Körper verrichtet seinen Gaswechsel durch die relativ große zarthäutige Hautoberfläche, wobei die raschen Lokomotionsbewegungen von Nutzen sind; als besonders für den Gaswechsel eingerichtet sind die oft sehr langen Extremitäten anzusehen, deren lebhafte Bewegungen beim Schwimmen den steten Wechsel des äußeren Mediums bewirken. PAGENSTECHER (77) macht auf die blattförmige Gestalt des Körpers, sowie auf die blattartig erweiterten Extremitäten vieler kleinen Krebstiere (Sapphirinen, Porcellidien, Peltidien u. a.) aufmerksam, sowie ihr Aufsteigen zur Wasseroberfläche. Auch die am letzten Körpersegmente beweglich eingelenkten paarigen Endgriffel, ebenfalls oft blattförmig gestaltet, dienen wohl nebenbei als atmende Flächen, was besonders bei den seßhaften Formen (parasitisch lebenden) der Fall sein würde (GERSTAECKER, 36); viele von den parasitierenden Copepoden leben außerdem an den Kiemen ihrer Wirte und freuen sich da günstiger Atembedingungen (z. B. Notodelphyiden an Kiemen von Ascidien, s. ausführlich SMITH, 87).

Anfänge von spezifischen Atembewegungen sind aber schon bei diesen niedrig organisierten und keine spezifischen Atemorgane aufweisenden Crustaceen zu verzeichnen. KERSCHNER (52) berichtet, daß die nicht freischwimmenden Notodelphyiden mit ihren Extremitäten einen beständigen Wasserstrom unter-

halten sollen. Nach Claus (19) sollen die Schwingungen der am Außenrande des Basalgliedes der ersten Maxille mit Borsten besetzten Platte bei Calaniden (und Pontelliden) die Respirationstätigkeit fördern (= Epipodit). (List (63) führt an, daß die von den Kiemen von *Myxicola* entfernte *Gastrodelphys* lebhafte Bewegungen insb. des Hinterleibes und der Verdauungsröhre aufweist.) — Ueber andere parasitische Copepoden s. Smith etc. *Pennella sagitta* soll aus dem Körper des Wirtes nur die Eiersäcke und merkwürdige Kiemenfortsätze nach außen hervorstrecken.

Nach Hartog (39) soll *Cyclops* vorwiegend durch den Enddarm atmen, indem sich die Afteröffnung periodisch öffnet und schließt (über die Darmatmung bei Crustaceen s. auch bei Branchiopoden, Cirripedien, Isopoden, Decapoden); mit dieser respiratorischen Tätigkeit des Enddarmes wird auch das kurze Verbleiben der Exkremente daselbst in Beziehung gebracht.

Bei den Branchiuren weisen die Arguliden auch in der Ruhestellung stete Bewegungen der feinen Beinpaare, denen wohl (direkte sowie) indirekte respiratorische Bedeutung eigen ist: sie erneuern das Wassermedium am Seitenteile des blutreichen Rückenschildes; auch die zweiteilige Schwanzflosse mit großem Blutinhalte soll rhythmisch schlagen zur Erleichterung des Gaswechsels (Siebold und Leydig nach Gerstaecker, 36, p. 935).

Nach den Beobachtungen, welche unter meiner Leitung cand. med. Hepner durchgeführt hat, bewegen sich da (in der Ruhestellung) hauptsächlich die drei proximalen Paare, obwohl auch (bei der Erstickung) die zwei ersten fast unbeweglich angetroffen werden, während das dritte Paar der Ruderfüße stärker als das vierte schlägt. Die größeren Tiere pflegen regelmäßig frequenter mit den Ruderfüßen „respiratorisch“ zu schlagen als die kleineren; bei 7,5° C werden etwa 110—125, bei 16,5° C 220—245 Oscillationen in 1 Minute gezählt. Im sauerstofffreien Wasser wird große Unruhe beobachtet, aber die Zahl der „respiratorischen“ Ruderbewegungen wird nicht vergrößert oder ganz unbedeutend, um bald abzunehmen: bei der Wasserstoffventilation des Mediums z. B. stieg die Zahl von 173 in der 1. Minute auf 185 und betrug in den folgenden Minuten 166, 142, 107, 110, 119, 108, 94, 63, 78, 56, 26, 41, 19, 7, 16, 13, 5, 24, 12, 10, 5, 2, 9, 39, 2, θ, 2, 3, θ, θ, 7. Läßt man das Tier nicht bis zur Lähmung ersticken, so steigt bei Luftzutritt die Schwingungszahl wieder rasch an, um etwa in 8 Minuten wieder die Norm zu erreichen. Es besteht also keine Sauerstoffmangeldyspnoë.

2. Branchiopoden.

Die Branchiopoden zeichnen sich zum Unterschiede von den Copepoden, mit denen sie die allgemeine Hautatmung sowie die Atmung durch oft noch weit mächtiger ausgebildete und gleichsam respiratorisch spezialisierte, dünnhäutige Hautabschnitte und Hautduplikaturen gemeinsam haben, gewöhnlich durch Besitz von spezifischen Atemorganen aus, die an den gewöhnlich lamellösen Extremitäten (Blattfüßen) in höchst verschiedener Ausbildung und Anzahl angebracht sind. Diese Lage der Kiemenanhänge bedingt, daß die Lokomotionsbewegungen (und Bewegungen der Nahrungsaufnahme) zugleich als aus-

giebige Atembewegungen fungieren, aber es bestehen da oft auch spezifische selbständige rhythmische Atembewegungen ohne Lokomotion (und ohne Nahrungsaufnahme) in großer Verbreitung; zugleich wird durch dieselben auch der Wasserwechsel auf den übrigen stärker respirierenden Hautbezirken bewirkt. Es kommen alle Uebergänge in der Ausbildung der Atemorgane vor: von einfachen lamellösen Füßchen bis zu kiementragenden Gliedmaßen, wobei die Kiemenanhänge blattförmig und einfach oder als fiederhaarige etc. Platten (Atemplatten) oder spezifisch ausgestülpte Kiemenbeutel oder Kiemensäckchen auftreten.

Bei den Phyllopoden läßt sich die Grenze zwischen lamellösen Extremitäten und Kiemenblattfüßen überhaupt schwer ziehen (Gerstaecker, 36, p. 119). Die Branchiopoden (s. s.) haben keine Mantelduplikatur, zum Unterschiede von den mit einer großen Rückenfalte (am dorsoventral abgeplatteten Körper) ausgestatteten Apusiden und den mit symmetrischen, den quer zusammengedrückten Körper umhüllenden Schalen versorgten Estheriden; diesen Hautbildungen wird von manchen Autoren auch eine größere Gaswechseltätigkeit zugeschrieben.

Die gleichsam wellenartig von vorne nach hinten sich ausbreitenden Schwingungen der Extremitäten lassen sich am besten im niedrig temperierten Wasser verfolgen. Bei 8° C haben wir bei *Branchipus stagnalis* etwa 60 Schläge in der Minute gezählt; beim allmählichen Erwärmen bis 24° C ist die Zahl auf 132 gestiegen, bei weiterer Erwärmung können sie nicht genau gezählt werden. Die Schwingungsfrequenz ist insbesondere vom Sauerstoffgehalte des Mediums abhängig: so stieg sie z. B. von 88—91 bei 20° C (in einer halben Minute) im normalen Wasser bei Durchleitung von Wasserstoff, wodurch der Sauerstoffgehalt des Wassers progressiv vermindert wurde, bis auf 105 (das Tier stellt sich oft auf den Kopf); wird nachher Sauerstoff durchgeleitet, so beginnt die Zahl nach 10 Minuten zu sinken, um nach weiteren 27 Minuten 90 zu betragen; im ausgekochten Wasser hält sich das Tier an der Wasseroberfläche und weist bei 20° C bis 106 Atemwellen auf, welche Zahl sich nach Beginn der Sauerstoffzufuhr vorübergehend auf 108 steigert, um dann abzusinken (bis auf 88). Diese geringe vorübergehende Atemsteigerung nach längerem Sauerstoffmangel bei erneuerter Sauerstoffversorgung ist auch in Wasserstoffversuchen bemerkbar. — Die Kohlensäure erhöht ebenfalls die Frequenz der Atembewegungen, doch scheint uns diese Wirkung, in Anbetracht der schon bei geringen Kohlensäuremengen zustande kommenden Reizerscheinungen (sehr bald erscheinende allgemeine Unruhe, heftige Zuckungen des ganzen Körpers, plötzliche Erschütterungen des ganzen Gliedmaßenapparates) eher reflektorisch bedingt zu sein; es steigt da die Anzahl der Atembewegungen sogar bei Sauerstoffüberschuß (wenn man in das längere Zeit mit Sauerstoff durchlüftete Wasser 1 oder 2 Tropfen kohlensäurehaltigen Wassers zugibt) stärker an als im Sauerstoffmangel; das Tier stellt sich auch gegen die Wasseroberfläche; es erscheinen hie und da ungemein rasche und dann wieder seltenere Atembewegungen.

Bei *Apus cancriformis* lassen sich mächtige und sehr frequente, wellenartig fortschreitende Schwingungen der zahlreichen Kiemenblattfüße im Sauerstoffmangel, schwächere und

seltenere im normalen und noch unbedeutendere im mit Sauerstoff durchlüfteten Wasser beobachten (BABÁK und FOUSTKA, 3).

Auch bei den Cladoceren konnten wir die Abhängigkeit der Amplitude und Frequenz der Extremitätenschwingungen (im Innern der Schale) vom Sauerstoffgehalt des Mediums konstatieren (*Daphnia*, BABÁK und FOUSTKA, 3). — Die Ausstattung mit speziellen Atemorganen zeigt große Mannigfaltigkeit: während bei *Evadne, Leptodora*, *Bythostrephes* u. a. keine oder ganz geringe Atemanhänge vorkommen, sieht man bei Lynceiden oft hochentwickelte Kiemenapparate, deren Größe an gewissen Extremitäten sogar die übrigen Abschnitte der letzteren übertrifft.

Bei *Isaura cycladoïdes* ruhen die Extremitäten bisweilen längere Zeit, um dann wieder — auch ohne Lokomotion — ihre (Atem)-Bewegungen fortzusetzen.

Außer der Atmung durch Kiemen kommt, wie oben angeführt wurde, bei manchen Branchiopoden auch den Hautduplikaturen respiratorische Bedeutung zu. Von LEYDIG (nach PAGENSTECHER, 77) wird bei den mit zweiklappigen Schalen ausgestatteten Formen über Oeffnen und Schließen derselben berichtet, was für die Atmung (der inneren Oberfläche) wichtig sein soll. Weiter soll auch der Darmkanal, insbesondere der mit kräftiger Muskulatur versehene Mastdarm der Branchiopoden, den Gaswechsel besorgen, was aus seiner Zarthäutigkeit, seiner nahen Beziehung zum Blutstrom und seinen ununterbrochenen Bewegungen gefolgert wird. Nach LEREBOULLET (58, 59) soll sich bei *Limnadia* die Afteröffnung 25—40, bei *Daphnia* etwa 40mal in der Minute öffnen und schließen, was im regelmäßigen Rhythmus und völlig nach Art von Inspiration und Exspiration geschieht; nur wenn ein Kotballen hie und da entleert wird, soll dieser Atemrhythmus auf kurze Zeit unterbrochen werden. Nach HARDY und DOUGALL (38) besteht bei *Daphnia* zwischen dem Mittel- und Hinterdarm ein Sphincter. *Leptodora hyalina* soll überhaupt durch den ganzen Darmkanal eine kontinuierliche Wasserströmung unterhalten, indem sich die Afteröffnung rhythmisch öffnet und verschließt und die Muskulatur des Mastdarms als Saug- und Druckpumpe fungiert, so wie sich auch der Oesophagus mit Wasser füllt (mittels Karminpartikelchen nachgewiesen) und seinen Wasserinhalt hin und her verschiebt (WEISMANN, 96).

3. Ostracoden.

Bei den Ostracoden (Muschelkrebsen) bewirken spezielle Einrichtungen den Wasserwechsel an der Oberfläche der Haut und es werden oft auch eigene Atemanhänge angetroffen; die „Branchialplatten" an den Maxillen dienen eher zur Hervorbringung des Atemstromes als zum Gaswechsel selbst (PAGENSTECHER, 77), doch den gefiederten Anhängen am (zweiten) Kieferpaare von *Cypris* wird zugleich ausgiebigere Gaswechseltätigkeit zugesprochen (STRAUSS-DÜRKHEIM, GERSTAECKER, 36), wogegen MILNE-EDWARDS (68, 118) keine Andeutung findet, daß hier ein stärkerer Gaswechsel zustande käme als auf der übrigen Körperoberfläche, während das erste und zweite Kieferpaar nur kleine Blättchen trägt; dieses zweite Kieferpaar schwingt auch ohne Zuführung der Nahrung ununterbrochen hin und her. Der Kiemenanhang des 2. Maxillarfußes von *Cypris ovum* bildet sich erst bei fortgeschrittener Entwickelung; bei Cyprididen erreicht er eine sehr große Ausbildung; zugleich mit den Kiemen entwickeln sich auch die Putzfüße derselben

als akzessorische Atemorgane (PAGENSTECHER, 77). Nach G. W. MÜLLER (72) finden sich die Anhänge zur Erzeugung des Atemstromes an folgenden Gliedmaßenpaaren: am 3. (*Podocopa*), 4. (*Podocopa* und vielleicht *Cylindroleberis*), 5. (*Myodocopa*, Bairdien, Darwinuliden, viele Cypriden, Männchen von *Cytherella*), 6. (Halocypriden, *Cytherella*?). Kiemenanhänge kommen (LANG, 56) bei einigen Cypridiniden jederseits neben der dorsalen Mittellinie unter der Schale als Reihen von Blättchen vor (auch nach MÜLLER, der die Innenlamelle der Schale auch noch bei anderen Ostracoden als Atemorgan anführt). Bei den Polycopiden funktioniert das erste Maxillenpaar als Lokomotionsorgan, das zweite als Kieme; beide Paare tragen Kiemenlamellen bei den Cytherelliden (SMITH, 87, p. 109).

4. Cirripedien.

Die festgewachsenen Cirripedien weisen zwar zuweilen spezifische kiemenartige Atemorgane und besonders einen ausgiebigen Wasserstrom (der allerdings nicht nur der Respiration, sondern auch der Nahrungszufuhr dient) hervorbringende, sehr verschiedenartige Vorrichtungen auf, aber bei vielen wird der Gaswechsel nur durch die (zuweilen auffallend vergrößerte) Oberfläche verrichtet.

Unter den gestielten Lepadiden besitzen z. B. *Poecilasma*, *Dichelaspis*, *Anelasma*, *Ibla*, *Scalpellum*, *Lithotrya*, *Alcippe* keine Atemanhänge, bei anderen kommen zylindrische oder lanzettförmige, auch bei derselben Art der Länge und Zahl nach (nach PAGENSTECHER, 77, mit dem Alter, d. h. der Körpergröße) variierende „Kiemenanhänge" vor, am meisten bei *Conchoderma*, wo jederseits 6—7 lange Gebilde angetroffen werden; bei Pollicipes-Arten variieren sie in ihrer Entwickelung, bei *P. nitella* fehlen sie, sollen aber wieder durch eigentümliche Einfaltungen der Körperhaut ersetzt sein (GERSTAECKER, 36). Diesen Anhängen wird eine respiratorische Tätigkeit, besonders ihrer Lage wegen, zugeschrieben, da sie an den (ersten oder sämtlichen) Rankenfüßen (an den basalen Teilen derselben) entwickelt sind.

Die Rankenfüße (Cirren) selbst sind als Mechanismen aufzufassen, die den Nahrungs- und Atemstrom hervorbringen. Nach DARWIN (20a) und M. SCHULTZE (s. GERSTAECKER, 36) werden sie im aufgerollten Zustande hervorgestoßen, breiten sich durch die Bewegung ihrer Stiele und durch die Streckung des Hinterleibes gegeneinander in divergierenden Richtungen aus, werden dann durch eine abermals vom Hinterleib ausgehende Bewegung gegen das Rostrum gezogen und wenden sich mit einem plötzlichen Rucke senkrecht gegen den Mund hin. PAGENSTECHER (77) gibt eine andere Schilderung dieser Bewegungen; im Stiele, mit dem die Lepadiden an die Unterlage angeheftet sind, kommen etwa 20 Kontraktionen in der Minute vor, durch die der Körper ruckweise der Befestigungsstelle genähert wird: dieser Bewegung wird durch die äußere Stielhülle und den durch Schalenauflagerungen verstärkten Mantel Widerstand geboten, so daß diese elastischen Teile gespannt werden; die vorher trichterförmig entfalteten Fadenfüße legen sich zusammen und treiben das zwischen ihnen befindliche Wasser nach oben aus; in den zwischen dem beschalten Mantel, den Rumpfwänden und dem Fußbüschel erweiterten Raum strömt das Wasser ein; nachher kommt eine Relaxation der Längsmuskeln des Stieles zustande, der Ringmuskel wird kontrahiert und durch die erwähnte elastische Spannung gefördert, hebt sich das Tier wieder langsam und entfaltet den Fußtrichter, in den

frisches Wasser einströmt, während das neben ihm befindliche verdrängt wird. Es würden also keine selbständigen Bewegungen der Rankenfüße stattfinden (ausgenommen vielleicht das erste am Munde befindliche Paar). Bewegt man (Pagenstecher, 77) das Wasser ein wenig durch einen Luftstrom, so soll sich das Tier seine Kontraktionen sparen; es soll dort am besten gedeihen, wo ihm das Treiben der Körper, welchen es anhaftet, im Meere jene Arbeit abnimmt. — Ob und inwieweit die als Kiemen angesehenen Anhänge der Lepadiden sich durch selbständige Bewegungen an der Respiration beteiligen, ist nicht erforscht (Gerstaecker, 36).

Wo die Bewegungen der Rankenfüße bei Cirripedien fehlen, sollen (nach Gerstaecker, 36) bei einigen rhythmische Kontraktionen „eines die Kloakenöffnung umgebenden Schließmuskels“ den Wasserwechsel fördern.

Die kiemenartigen Mantelfalten der Balaniden sind sehr verschiedenartig ausgebildet: sie fehlen fast bei *Chthamalus scabrosus*, sind klein bei anderen Arten, aber bei *Ch. dentatus, Balanus, Tubicinella, Coronula* hochentwickelt; bei den zuletzt genannten Walfischparasiten ist die „Kieme“ sogar größer als der übrige Körper und durch die komplizierteste Einfaltung mit außerordentlich großer Oberfläche versehen; auch bei *Balanus tintinnabulum* ist eine auffallende Oberflächenentwickelung des Mantels vorhanden.

Durch die Bewegungen der Opercularschalen soll (Darwin, 20a) ununterbrochen Wasser in den Mantelsack ein- und wieder herausgepumpt, und bei der engen Verbindung zwischen der Kieme und dem Tergum erstere in steter Bewegung erhalten und ihre Einfaltungen geöffnet werden. Bei den über der Ebbemarke sitzenden Tieren dienen die Operkularstücke als Schutzeinrichtung gegen die Verdunstung des im Mantelhohlraum eingeschlossenen Wassers (Pagenstecher, 77); nach Vogt, Schultze, Darwin u. a. sollen manche *Balanus*- und *Chthamalus*-Arten bis wochen- und monatelang vollständig vom Wasser trocken gelegt werden, ohne abzusterben; die Schalen sind da fest geschlossen, öffnen sich aber im Wasser wieder; nach Darwin bleibt *Balanus crenatus*, der in Tiefen wohnt, außerhalb des Wassers fest geschlossen, aber *B. balanoides* und *Chthamalus stellatus* halten im Trocknen die Oeffnung ihres Operculums ein wenig offen: in dem Mantelsack befindet sich, nach oben von einer dünnen Wasserschicht bedeckt, eine Luftblase, welche bei Beunruhigung des Tieres beim gewaltsamen Zuschließen der Deckelplatten mit einem knackenden Ton herausgetrieben wird; auf diese Weise wird das Tier ausgiebig mit Sauerstoff versorgt.

Bei den durch ihre parasitische Lebensweise hochgradig abgeänderten Rhizocephaliden berichtet Pagenstecher (77) über Kontraktionen des quergestreiften Mantelmuskels, durch die das Atemwasser aus der Mantelhöhle durch die kleine Oeffnung (welche der den Körper umhüllende Mantel offen läßt und welche mit Schließmuskeln und oft Chitinbildungen ausgestattet ist) ausgetrieben wird; die Erweiterung der Höhle ist schwerer zu verstehen (es sind da keine festen Stützpunkte wie bei den Lepadiden; weiter spricht er aber von analogen Verschiebungen des Körpers gegen den Mantel hin wie bei den Lepadiden).

5. Leptostraken und Syncariden.

Bei den Leptostraken (Nebalien) sind als Sitz des Gaswechsels die zarte Schalenduplikatur und die lamellösen Brustfüße (= „Kiemen“) anzusehen (Lang, 56). Nach Claus (19) unterhält (ähnlich wie bei Tanaiden) das erste Brustfußpaar resp. sein Epipodit zugleich mit dem Maxillartaster die Zirkulation des Wassers in der Atemhöhle. — Milne-Edwards (68) spricht den 8 ersten Beinpaaren neben der Schwimm- auch die Atemtätigkeit zu, während die weiteren 5 Paare nur indirekt durch Erzeugung des Atemstromes dem Gaswechsel dienen sollen.

Unter den Syncariden tragen die Thorakalfüße von *Anaspides* zwei Reihen von plattenförmigen auffälligen Kiemen an ihren Exopoditen; die bewimperten Exopoditen der Thorakalbeine bewegen sich unaufhörlich, um einen Wasserwechsel auf den Kiemen zu erhalten (Smith, 87, p. 115).

Edriophthalmen, Arthrostraken.

6. Amphipoden.

Die Amphipoden (Flohkrebse) tragen an den hinteren Mittelleibsringen blattförmige oder schlauchförmige Kiemenanhänge (Kiemenplatten, Kiemensäcke), nach innen von den Basen der Gliedmaßen als spezifische Atemorgane entwickelt (Milne-Edwards, höchstens 6 Paare, bei *Orchestia* 5 usw.; Gerstaecker, 36); die Gestalt und Struktur dieser zartwandigen Aussackungen ist sehr verschieden, ebenfalls die Beziehung zu den Extremitäten (nach Pagenstecher, 77, können sie bei Hyperinen und Laemodipoden an den Coxalgliedern der letzteren, aber auch selbständig — bei *Phronima* — an den Segmenten selbst angebracht sein; besondere schuppenförmige Platten an den Coxen, sowie oft auch lamellöse Fortsätze der Körperflanken sollen als Schutzeinrichtungen dienen; bei *Typhis* verwandelt sich das 6. und 7. Beinpaar in vier klappenartige Gebilde, die die Atemkammer verschließen, Milne-Edwards, 68, p. 128). Sehr groß sind die zylindrischen Schläuche der Cyamiden entwickelt (besonders beim Männchen). — Aber auch andere Körperbezirke können den Gaswechsel ausgiebig besorgen, so nach Sars und Wrzesniowski bei den Gammariden die lamellösen Hüftglieder der Mittelbeine selbst, oder nach P. Mayer (66) bei den Caprelliden bei alten Männchen einiger dickhäutigen Arten die Vorderfühler, die eine kiemenartige Beschaffenheit aufweisen.

Von hinten spielen zwischen die Brustbeinpaare die Schwanzfüße, so daß man gleichsam von einer Atemkammer reden kann (Pagenstecher, 77); die abdominalen Beine (nach Milne-Edwards, 68, drei proximale Paare) dienen nicht nur der Lokomotion, sondern erzeugen auch beim ruhenden Tiere durch ihre ständigen rhythmischen Bewegungen einen kontinuierlichen Wasserstrom, der von vorn nach hinten über den Bauch weg und also über die Kiemenanhänge gerichtet ist (die Hinterbeine weisen eine diesbezügliche strukturelle Anpassung auf). Nach Milne-Edwards werden bei den Amphipoden die Kiemenanhänge überhaupt nicht aktiv bewegt; bei den Laemodipoden sollen die allgemeinen Bewegungen des Körpers ausreichend für die Wassererneuerung sein, bei den Crevettinen sollen die Anhänge der drei ersten Abdominalfußpaare einen von hinten nach vorn gerichteten Atemstrom unterhalten.

Ueber die Respiration von *Niphargus* (und *Caecospheroma*) soll Gal (31) berichten.

Unter den Hyperinen wohnen viele durchsichtige Arten in den trans-

parenten pelagischen Mollusken, Tunikaten usw.: *Phronima sedentaria* frißt die Zooiden der Pyrosomenkolonie auf und bewirkt — indem sie sich mit den thorakalen Füßen im Innern des Gehäuses hält, das Abdomen nach außen hervorstreckt und abwechselnd beugt und wieder extendiert — ein Fortbewegen des Gehäuses und einen stetigen Wasserstrom, der einerseits Nahrung einführt, andererseits für sie sowie die Jungen respiratorisch tätig ist (Smith, 87, p. 141).

7. Anisopoden.

Die Anisopoden (Tanaiden, Scherenasseln) verbinden morphologisch die Amphipoden mit den Isopoden. Die an die Isopoden erinnernden abdominalen Pedes spurii schwingen fortwährend mit ihren lamellösen Spaltästen, aber nach F. Müller (71) und Delage (21) handelt es sich um keine Atemorgane, denn es läßt sich keine Zirkulation von Blutkörperchen daselbst beobachten; doch berichtet Blanc (8, 9) ausdrücklich, daß er in den Abdominalfüßen stets Blutkörperchen gesehen habe. Die hauptsächliche Atemtätigkeit ist wohl in den Atemhöhlen des Cephalothorax (resp. den Seitenteilen des letzteren) entwickelt, wie es schon F. Müller und Delage beschrieben haben: die seitlich abgeflachte, in der Längsrichtung gestreckte Höhle wird nach außen von dem Cephalothorax, nach innen von der Leibeswand, nach hinten durch eine Membran abgegrenzt, nach unten durch die Insertion der Mundgliedmaßen und Scherenfüße abgeschlossen und ist von einer zarten Atemmembran ausgekleidet (die Aehnlichkeit mit den Decapoden ist nur ganz äußerlich, sonst nähern sich die Anisopoden den Amphipoden).

In die Atemhöhlen führen zwei kleine Längsspalten in der Linie der Insertion des ersten Beinpaares; die vordere ist mehr abwärts, die hintere nach oben gelegen: durch diese tritt das Wasser ein, durch jene (kleinere) aus. Gegen die Einströmungsöffnung hin schlagen nun die Abdominalfüßchen (s. oben), der Bauchfläche entlang einen Wasserstrom erzeugend (von Delage mit Karminteilchen geprüft). Doch die eigentliche Ventilation der Atemhöhle wird durch zwei besondere daselbst befindliche Anhänge vollführt, welche regelmäßig, etwa 50—60mal in der Minute, hin- und herschwingen. Die eine Geißel ist (ähnlich wie bei den Decapoden) ein Gliedmaßenanhang, und zwar der Basis des ersten Maxillenpaares, ein zarthäutiger Lappen, dessen freies Ende in mehrere fingerförmig nebeneinandergelagerte Fäden zerschlitzt ist; die andere ist nach Delage der Basis der Kieferfüße angeheftet, nach Dohrn (26) vollständig an der inneren Cephalothoraxwand entwickelt. Die säbelförmige, in der Nähe der Ausgangsöffnung inserierte Geißel schlägt nach Delage bis gegen die Einströmungsöffnung hin (so daß ihre Borsten durch die letztere sogar hinausragen können): in dem Augenblicke, wo sich ihr an die Einströmungsöffnung angelegtes Ende von der letzteren ruckweise in der Richtung nach dem Innern der Atemhöhle abhebt, wird Wasser von außen eingesogen (mitgerissen); das Austreiben des Atemwassers durch die Ausströmungsöffnung wird durch kein spezielles Organ besorgt. Der andere von den erwähnten beweglichen Anhängen reibt (und reinigt dadurch) die Oberfläche des ersten (s. auch Gerstaecker 36). Nach Delage kommt eine ähnliche Atemweise auch bei *Apseudes latreilli* (Bate) vor: hier befindet sich die Ausströmungsöffnung oberhalb des ersten Beinpaares, die Eingangsöffnung etwas darunter; bei jeder Oeffnung oszilliert mit außerordentlicher Schnelligkeit ein kleines Organ; am toten Tiere läßt sich sicherstellen, daß es sich am Einströmungs-

loche um ein Anhangsgebilde des zweiten Beines, an der Ausströmungsöffnung um ein ähnliches des ersten Beines handelt. Die Bewegungsrichtung beider Anhänge wird sich wohl voneinander unterscheiden, aber näheres darüber ist nicht bekannt. (Nach CLAUS, 19, sind die den Atemstrom unterhaltenden Vorrichtungen bei Tanaiden [und Nebalien, s. *Leptostraca*] das 1. Brustfußpaar mit dem Epipoditen und dem Maxillartaster, bei *Apseudes* noch die Epipoditen des 2. und 3. Paares.)

8. Isopoden.

Bei den Isopoden (Asseln) besteht eine derartige Differenzierung der Tätigkeit der Extremitäten, daß die proximalen Beine als Schreitgliedmaßen dienen, dagegen die Pedes spurii des (stark zur Verschmelzung neigenden) Abdomens die Respiration besorgen. Von den 6 Paaren der Afterfüße aber beteiligt sich an dem Gaswechsel das letzte direkt gar nicht, sondern ist im Dienste der Respiration höchstens dadurch tätig (z. B. bei *Idothea*, *Arcturus*, *Anthura*), daß es stark abgeplattet zusammen mit dem flachen letzten Abdominalsegment den Wasserwechsel an den atmenden Organen der proximalen Abdominalfüße vollführen hilft, die in einer Art von Atemkammer eingeschlossen sind. Die übrigen Abdominalfüße verrichten übrigens den Gaswechsel auch nicht immer in Vollzahl, sondern bisweilen nur zwei Paar von ihnen etc. (s. weiter). In Anpassung an das Leben im Wasser, am Lande, sowie an die parasitische Lebensweise kommen sehr verschiedene Einrichtungen sowohl der Struktur als auch der Atembewegungen vor. PAGENSTECHER (77) erwähnt, daß man auch einem Paar großer, aus dem zweiten Kaufußpaare unter dem Kopfe des *Anceus* ausgebildeter Platten eine Bedeutung für das Atemgeschäft zugeschrieben hat (CLAUS), aber DOHRN hält den von ihnen erzeugten Wasserstrudel nur für im Dienste der Nahrungsaufnahme tätig; auch DELAGE (21) wendet sich gegen die Annahme der respiratorischen Tätigkeit der erwähnten Organe.

Von den beiden Spaltästen der Abdominalfüße pflegt gewöhnlich nur der Innenast als dünnwandiges Kiemenorgan den Gaswechsel zu verrichten, die Außenäste aber, stärker chitinisiert, fungieren als Kiemendeckel (Opercula). Bei den Landasseln (Oniscinen) sind aber auch die Außenäste respiratorisch tätig, und zwar als Luftatmungsorgane (s. dieses Handbuch, Physik.-chemische Erschein. d. Atmung, p. 98). Auch bei *Idothea*, *Arcturus* u. a. (GERSTAECKER-ORTMANN, 36) dienen die Außenäste der vorderen Pedes spurii wahrscheinlich der Respiration (die der vorderen Spaltbeinpaare kommt durch das 6. Paar zustande). Nach DELAGE verrichten bei den parasitischen Cymothoiden beide Lamellen den Gaswechsel (*Anilocra mediterranea* LEACH), ebenfalls bei den Cloportiden (*Ligia oceanica* FABR.) und erwachsenen Praniziden (Anceiden). Als Kiemendeckel können auch die ganzen ersten Pleopoden ausgebildet sein. Bei den Flabelliferen sind die Pleopoden bald als Schwimm-, bald als Kiemenorgane tätig (SMITH, 87, p. 124). Bei *Asellus* gibt es nur drei (3., 4., 5.), bei *Serolis* zwei (4., 5.) Paare Atemextremitäten. Und auch dort, wo alle 5 Paare Pedes spurii den Gaswechsel verrichten, bestehen oft große Unterschiede in ihrer Entwickelung, im Verhältnisse der Kiemen- und der Schutzäste usw. — Schlüsse auf die Gaswechseltätigkeit werden oft nur auf Grund der Ausgiebigkeit der Blutzirkulation in den dünnen lamellösen Gebilden gezogen, sowohl von den älteren als auch von den neueren

Forschern (z. B. DELAGE); aber auch direkte experimentelle Untersuchungen (z. B. DUVERNOY und LEREBOULLET 29) liegen schon vor.

Bei den Wasserasseln dienen z. B. bei *Asellus* die vorderen Pedes spurii nicht einmal als Hilfsorgane der Atmung, während sie bei *Serolis* bei der freien Einlenkung ihres verlängerten Basalgliedes und der sehr langen und dichten kammartigen Randbefiederung durch ihre Schwingungen ununterbrochen Zufuhr neuen Wassers bewirken (MILNE-EDWARDS 68, GERSTAECKER-ORTMANN 36). Bei den Sphaeromiden hat DELAGE (21) die Atembewegungen beschrieben.

Eingehender wollen wir über *Idothea* berichten, wo das große letzte Abdominalsegment sich an der Bildung der Atemkammer wesentlich beteiligt (es soll nach DESMAREST bei *Idothea bicuspidata* im Telson auch ein ausgiebiger Gaswechsel erfolgen), zugleich mit den Afterfüßen des vorletzten Gliedes: die Kiemen werden da (MILNE-EDWARDS) abwechselnd bloßgelegt und wieder zugedeckt durch Bewegungen der zwei schalenartigen, über die Ventralfläche des Schwanzteiles nach Art der Türflügel sich verschiebenden Seitenplatten, wobei auch die Kiemenfüße von vorne nach hinten schwingen.

Wir verfügen da über eine eingehende Arbeit LANGENDORFFS (57), nach welcher schon RATHKE (80) bei einem sterbenden Tiere periodische Respirationsbewegungen beobachtet hatte, ohne sich über die Atmungsweise des normalen Tieres ausgesprochen zu haben. Dieselbe besteht nach LANGENDORFFS Beobachtungen an *Idothea entomon* aus beständigen frequenten Schwingungen der Kiemenfüße (KOWALEWSKI, 55, gibt 65—80 in der Minute an), welche durch starke Muskeln, die sich einerseits am zugehörenden Ringe, andererseits an der betreffenden Kiemenplatte dicht über deren Gelenkverbindung mit dem Ring ansetzen, bewirkt werden. Die Kiemendeckel sind bei gewöhnlicher Atmung halb geöffnet und an den Bewegungen nicht beteiligt. Bei dyspnoischer Atmung dagegen, wie sie eintritt, wenn man das Tier an die Luft bringt, schließen und öffnen sich die Deckel ebenfalls in regelmäßigem Rhythmus, welcher aber weit kleinere Frequenz aufweist als jener der Kiemenplatten.

Die früheren Versuche LANGENDORFFS, an Süßwasserasseln die Lage des Atemzentrums sicherzustellen, sind wegen der Kleinheit der Versuchsobjekte erfolglos geblieben, bei *Idothea* aber führen sie zu klaren Ergebnissen. Nach der Durchschneidung zwischen dem 7. Thoraxring und dem 1. Abdominalglied werden die Atembewegungen eingestellt (auch nach Stunden kehrten sie nicht zurück). Wenn aber mit dem Schwanzabschnitt der die letzten Füße tragende Ring verbunden blieb, so erschien der Atemrhythmus bald wieder, langsamer und kräftiger wie normal, indem besonders außerhalb des Wassers die Kiemendeckel sich bei jeder Atembewegung weit aufsperrten; hie und da kam periodische Atmung vor, die in den beständigen Rhythmus übergehen konnte. Nach RATHKES Beschreibung des Zentralnervensystems von *Idothea* hält LANGENDORFF dafür, daß die Schwanzganglien — Ursprünge der Atemnerven — zugleich das Atemzentrum darstellen (es sollen 4 Ganglien im Schwanze vorhanden sein, während nach LEREBOULLET (60) bei *Oniscus* daselbst keine vorkommen, sondern das ganze Abdomen vom letzten Thoraxganglion versorgt wird).

Ueber die Bedeutung der angeblich kontraktilen Stützpfeiler in den Kiemen der Crustaceen für die Regulation der Blutzirkulation s. bei Kimus (53).

Bei den Onisciden sind die Außenäste der Abdominalanhänge in voller Anzahl vorhanden, während die Innenäste an den zwei vorderen Segmenten in der Regel fehlen. In der Ruhe decken die hinteren Ränder der Außenplatten oder „Kiemendeckel" ein wenig die nach hinten liegenden, und die inneren Ränder begegnen einander in der Medianlinie, wodurch eine transversal konvexe Fläche zustande kommt, die sich distalwärts verjüngt. Die Kiemen sind vermittelst der an der Basis inserierenden Muskeln abwärts und seitwärts beweglich, und zwar bewegt sich ein jedes Paar gleichzeitig, die nacheinanderfolgenden rhythmisch von vorne nach hinten.

Ueber die Luftatmungsorgane hat Winterstein in diesem Handbuch (Physik.-chem. Erschein. d. Atmung, p. 98 etc.) berichtet. Uns interessiert an dieser Stelle nur die Art der Ventilation. Schon Duvernoy und Lereboullet (29) haben am hinteren Rande der Corpora alba eine sich angeblich dilatierende und kontrahierende Spalte beobachtet, aus welcher etwas Flüssigkeit hervorzuquellen pflegt; Leydig (61, 62) hat diese Kommunikation geleugnet, wie auch überhaupt die respiratorische Tätigkeit dieser Organe bezweifelt, und nur von pneumatisierter Cuticula gesprochen. Gerstaecker (36) bemerkt aber ausdrücklich, daß die an einer ausgebuchteten Stelle, welche der Einlenkung an dem runden Basalgliede entspricht, beim leichten Druck unter Wasser perlenartig ausströmende Luft von der Anwesenheit einer wirklichen Mündung nach außen zeugt (*Porcellio, Armadillidium*). Stoller (90) hebt bei diesen luftatmenden Kiemenorganen (*Porcellio scaber, P. ratzburghii*) den Umstand hervor, daß bei Abwesenheit von Ventilationsbewegungen der Körper der Tiere in der Luft nicht an Wasser verarmt; die inneren Kiemen können ihren Gaswechsel nur in wasserdampfreicher Atmosphäre vollführen, zu welchem Zwecke sie auch von den drei letzten Paaren der äußeren Kiemen gedeckt sind; die letzteren erneuern durch ihre Bewegungen die Atemluft in der Nähe der inneren Kiemen und besorgen wahrscheinlich zugleich ebenfalls den Gaswechsel. Stoller beschreibt den schmalen Gang, der aus dem größeren Luftraume in der Nachbarschaft der baumartig verzweigten Atemkanäle zur äußeren, zwischen den beiden wallartig vorspringenden Bluträumen liegenden Mündung führt (auch bei *Cylisticus convexicus*, gegenüber „*Porcellio armadilloides*" bei Leydig). — Auch bei *Armadillidium* (*vulgare* und *granulatum*) und *Ligidium hypnorum* wird die Luftzufuhr durch ähnliche Atembewegungen wie bei *Porcellio* gesichert. — Abweichend gestaltet sind die Außenkiemen von *Oniscus*, obwohl sie ebenfalls wie bei *Porcellio* der Respiration in trockener Luft angepaßt sind; wir beschränken uns auf den Hinweis, daß hier die Luftkammern keine offene Mündung nach außen besitzen, sondern daß der Gaswechsel zwischen ihrem Inhalte und der Atmosphäre durch eine ganz dünne Chitinschicht hindurch erfolgt. — Auch über Beplers (6) Angaben s. dieses Handbuch, 1. Bd., 2. Hälfte, p. 100; bei *Porcellio, Cylisticus, Ligia, Ligidium* soll der Gaswechsel durch die Endopodite der Pleopoden und durch den Enddarm, der starke Muskulatur aufweist, zustande kommen, bei *Oniscus* und *Philoscia* auch durch den „speziellen Teil" der Exopodite.

Nach Unwin (92) atmen *Asellus, Ligia* und *Trichoniscus* durch Kiemen, *Oniscus* und *Philoscia* auch durch die am Außenrande der Exopodite angebrachten Luftkammern, *Porcellio* und *Armadillidium* durch die in den Exopoditen der zwei vorderen Abdominalbeine befindlichen Luftkanäle; *Oniscus* soll unter Wasser länger, im Trockenen kürzer leben als *Porcellio.* Nach Huet (45) muß *Ligia* zeitweise unter Wasser tauchen und hält da tagelang aus usw. Wie ersichtlich, sind die Verhältnisse der Wasser- und Luftatmung bei den Onisciden noch bei weitem nicht geklärt, und spezielle physiologische Untersuchungen sind sehr wünschenswert.

Ob die „blattförmigen Anhänge" der Embryonen von *Asellus aquaticus* als Kiemen aufzufassen sind, ist unsicher.

Bei den Bopyriden, Cryptonisciden, Entonisciden sorgen wohl die Wohntiere hauptsächlich für den Gaswechsel der Parasiten, indem sie einerseits einen Wasserstrom erzeugen, andererseits die Parasiten mit ihrem Blut umspülen. Nach Kossmann (54) dienen die „Haftpolster" bei *Gigantione* an den Coxen der vier ersten „Gehfüße" des Weibchens und die als „Thorakalkiemen" angesprochenen Epimerallappen zur Fixation am Wohntiere und nicht dem Gaswechsel, wobei sich der Autor auf *Ione* bezieht; die Hinterleibsfüße und die verzweigten Epimeren des Hinterleibes sollen bei *Ione*, wie die übrigen rauhen Anhänge und Auswüchse der Bopyriden, auf das Wohntier einen Reiz zu stärkerem Blutandrange ausüben. S. auch Smith, 87, p. 135.

Nach Giard (37) aber können einige parasitierende Isopoden mittels ihrer abdominalen Anhänge einen Atemstrom erzeugen, welcher durch die kleine Oeffnung zu dem in der Mitte der Eingeweide sitzenden Parasiten gerichtet ist und wieder nach außen abfließt (s. bei Decapoden).

9. Cumaceen.

Die Cumaceen atmen vermittelst des Cephalothorax, aber es wird auch von einem speziellen Atemorgane berichtet, welches einige Autoren in dem den vorderen Pedes maxillares angefügten, kompliziert gebauten „Kiemenpaare" erblicken (die „Kieme" besitzt bis über 20 kammzahnartig aneinandergereihte Blättchen, welche in der Richtung von vorne nach hinten allmählich kürzer werden): dem entsprechenden Seitenteil der oberen Cephalothoraxwandung zugewendet kann der „Kiementräger" hin- und herschwingen; doch hält Dohrn (26) das ganze Organ nur für eine der Wasserzufuhr dienende schwingende Platte. Demgegenüber wird wieder angeführt, daß das erwähnte Organ eine typische Kiemenstruktur (ähnlich wie bei den Schizopoden und Stomatopoden) aufweist, und daß es nebst dem besondere Strudelorgane gibt (Tasteranhänge des 1. Maxillarpaares und eine an der Basis der hinteren Maxillarfüße befindliche, mit langen gespreizten Borsten besetzte Platte). Der Kiementrägerapparat wird rhythmisch nach vorn gestoßen und wieder zurückgezogen, wobei in demselben Maße, als vorn aus der Höhlung des Rostrums Wasser abfließt, von der entgegengesetzten Seite her wieder neues in die Höhle eintritt.

Thoracostraken, Podophthalmen, Panzerkrebse.

10. Schizopoden.

Die Schizopoden vollführen ihren Gaswechsel größtenteils durch das zarte Integument, so daß z. B. bei Mysideen spezielle Kiemenorgane überhaupt

fehlen und auch sonst nur gering entwickelt sind (z. B. Euphausiden, Lophogastriden).

Bei den Mysideen hat allerdings THOMPSON (91) die kontinuierlich sich bewegenden äußeren Aeste der Beine für Respirationsorgane erklärt, aber MILNE EDWARDS (68) hatte schon lange vorher nur am 1. Paar der Kieferfüße einen der Struktur nach wahrscheinlich respiratorisch tätigen Anhang anerkannt (*Mysis*). FREY und LEUCKART, sowie VAN BENEDEN haben auf die Atemtätigkeit des Cephalothorax hingewiesen, und DELAGE (22) hat sich nachher mit derselben eingehend beschäftigt, insbesondere die histologische Struktur und die Zirkulationsverhältnisse der Chitinfalte erforscht; in dem vordersten Teile der besonders in Beziehung zu der Basis der mittleren Gliedmaßen entwickelten Atemhöhle (Duplikatur des Rückenschildes) unterhält ein flagellumartiges Gebilde — Anhang des Grundgliedes des 1. Kieferfußes — durch beständige schwingende Bewegungen eine fortwährende Wassererneuerung an dieser Respirationsfläche.

Im sauerstofffreien Wasser zeigte *Mysis lamornea* ein kurzes, durch einige hin- und herschnellende Bewegungen charakterisiertes Erregungsstadium und sank dann sofort gelähmt zu Boden; die Bewegung der Beine hielt noch eine Zeit an, dann trat völlige Bewegungslosigkeit ein; bei sofortiger Sauerstoffzufuhr konnte wieder Erholung erfolgen (WINTERSTEIN, 97).

Bei einigen Mysideen kommen — z. B. bei Männchen von *Siriella*, *Erythrops* (GERSTAECKER-ORTMANN) u. a. — an den Pedes spurii des Postabdomens kiemenartige Anhänge vor.

Bei *Thysanopoda*, *Euphausia*, *Gnathophausia*, *Eucopia*, *Lophogaster* u. a. handelt es sich um respiratorische Gebilde an den Mittelbeinen (entweder frei hervorragend unter dem Rückenschilde oder teilweise verdeckt, gewöhnlich vom 2. bis 8. Paar fortschreitend stärker entwickelt oder auch annähernd gleich groß, mit starker Oberflächenvergrößerung): z. B. die Kiemenbündel der Euphausiden mit gefiederten Aesten, s. bei LANG (56).

11. Stomatopoden.

Bei den Stomatopoden haben nach GERSTAECKER-ORTMANN (36) bei den jüngeren Stadien nur die vorderen 5 Paare von Mittelgliedmaßen (Pedes maxillares) als kiementragende Anhänge, sowie der Cephalothorax mit seiner zarten Haut Bedeutung als Atemorgane, später kommt aber diese Bedeutung hauptsächlich den fünf ruderartig abgeplatteten Afterfußpaaren zu (die an den Basen mächtige quastenförmige Kiemenbüschel aufweisen), welche sich zu dieser Funktion allmählich entwickeln. Die Kiemenquasten bestehen aus zahlreichen fadenförmigen Strängen, die aus den Lamellengebilden der äußeren Spaltäste hervorgehen; bei senkrecht gegen die Bauchwand gestellten Pedes spurii flottieren die Kiemen frei im Wasser, sonst pflegen die hinteren durch die breiten lamellösen Spaltäste der vorangehenden teilweise verdeckt zu sein.

Die fünf kiementragenden Afterfüße von *Squilla mantis* vollführen in der Ruhestellung des Tieres rhythmische Oscillationen und helfen bei der Lokomotion; zuerst schwingt das letzte Pleopodenpaar (aus der Ruhelage) nach hinten, dann folgt das 4. usw. bis 1., während sich wieder das letzte zum neuen Schlage anschickt. Das 1. Paar der Maxillarfüße trägt am Ende des langgliedrigen Gebildes

mit Borsten besetzte Zangen, die zum Reinigen der Kiemen usw. dienen, aber auch das 3. bis 5. Paar kann (besonders nach Ausschaltung des Oberschlundganglions, Bethe, 7) die Kiemen putzen. Der Atemrhythmus der Afterfüße wird nach Durchschneidung der Längskommissuren zwischen den Mundganglien und dem Gangbeinganglion nach einer kurzen Zeit, in der Atemeinstellung und krampfartige Bewegungen der Atemfüße erscheinen, weiter fortgesetzt, aber es kommen längere Pausen zwischen den Wellengängen zustande und die Dauer des einzelnen Wellenschlages wird verkürzt, wogegen in der Norm die Wellen von hinten nach vorne rasch hintereinander folgen, so daß, wenn das letzte Paar seine Schwingung vollführt, sich das erste schon aufrichtet, und nur zeitweise eine Pause oder Beschleunigung der Wellenbewegung beobachtet wird.

Neuerdings hat Matula (65) die Regulation der Atemrhythmik bei *Squilla mantis* untersucht. Nach ihm ist es schwer, irgendwelchen Typus als normal aufzustellen, da unter den gleichen Bedingungen einige Tiere überhaupt keine Atembewegungen aufweisen und nur zeitweise eine Gruppe von (etwa 20 in 1 Minute) Atemwellen zeigen, während andere stunden- ja tagelang kontinuierlich (30 bis 40 in 1 Minute) atmen, wobei sogar auch bis 60 kräftige Schwingungen in 1 Minute verzeichnet werden können; die jüngeren Tiere scheinen eine größere Atemfrequenz zu besitzen. Diese Atemfrequenz wird im sauerstofffreien (ausgekochten) Wasser nicht einmal nach 20 Minuten verändert; insbesondere wird keine dyspnoische Steigerung, im Gegenteil eher eine deutliche Frequenzabnahme verzeichnet; die nachher im normalen Wasser häufig erscheinende Frequenzsteigerung läßt sich durch die mit der Manipulation des Mediumwechsels verbundene Reizung zur Genüge erklären. Durch allmählich steigende Kohlensäurezugaben wird die Atemfrequenz gesteigert, bis bei einer gewissen kritischen Menge von Kohlensäure eine Frequenzabnahme zustande kommt, zugleich mit Unruhe und Anzeichen von Vergiftung; besser eignet sich zu diesen Versuchen ein Tier, welchem die Schlundkommissuren durchschnitten wurden, da dasselbe sich ungemein ruhig verhält (siehe weiter) und regelmäßig atmet. Aeußere lokale (mechanische und elektrische) Reize bedingen (gewöhnlich nach einer vorübergehenden Hemmung mit heftigen Schwimm- und Abwehrbewegungen) eine Steigerung der Frequenz, sogar bis zu einer solchen, wie bei Kohlensäurereizung; diese Erscheinung überdauert, allmählich bis zu einer immer noch erhöhten Frequenz abklingend, zuweilen bis über 1 Stunde die Reizung. — Nach der Ausschaltung des Cerebralganglions beruhigt sich die während etwa 1 Stunde enorm gesteigerte Atemfrequenz allmählich, um aber noch nach mehreren Stunden höhere Zahlen aufzuweisen als in der Norm; zugleich ist die Atmung ununterbrochen und sehr regelmäßig. Der Autor meint auf Grund von Kontrollversuchen (bei denen sämtliche Manipulationen ohne eigentliche Operation ausgeführt, sowie solchen, bei denen die Schlundkommissuren wiederholt distalwärts durchschnitten worden waren), daß die abnorm lange andauernde Frequenzsteigerung oder der um vieles langsamere Abfall der Frequenz zur konstanten Höhe durch die Operation selbst verursacht ist und im Gegensatz steht zu dem Verhalten des normalen Tieres nach der Reizung, so daß es sich also um eine eigentümliche Wirkung des Cerebralganglions auf die Ausgleichung der Reizungsfolgen handelt

(s. auch die Libellenlarven). Nach der Durchtrennung der Kommissur zwischen dem Unterschlund- und dem ersten Beinganglion setzt sich meist sogleich die zuerst etwas beschleunigte Atmung fort, nachher ist sie öfters etwas seltener; ihre Unterbrechungen scheinen eher durch die extreme Krümmung des Hinterleibes (mechanisch) bedingt zu sein; das Tier verliert weitgehend die Fähigkeit zur reflektorischen Atembeschleunigung, und auch die Kohlensäurezugabe bewirkt kaum eine solche. — Nach der Durchschneidung der Kommissur zwischen dem ersten und zweiten Beinganglion steht die Atmung ganz still, nur arhythmische Pleopodenbewegungen werden hie und da wahrgenommen. Der Autor schließt, daß die Auslösungsimpulse der Atmung möglicherweise im 1. Thorakalganglion entstehen, ohne über ihre Natur nähere Angaben machen zu können. — An einem in der zuletzt erwähnten Weise operierten Tiere läßt sich durch eine passive, mechanisch durchgeführte Senkung des einen Kiemenblättchens (wobei ein deutlicher Tonus der Muskeln Widerstand leistet) oft eine gleiche aktive Bewegung des einen, ja sogar der zwei voranliegenden auslösen, worin man eine „propriozeptive“ Reflexbewegung zu sehen berechtigt ist. — Der Autor entwickelt im weiteren in Anschluß an Uexküll und Jordan seine Gedanken über die „nervenenergetischen“ Prozesse im Zentralnervensystem, auf die wir in dem folgenden Abschnitt (s. Libellenlarven) auf Grund seiner älteren Arbeit näher eingehen wollen.

Bei den Alimen und Erichthen fehlen die Kiemen an den letzten Abdominalsegmenten, bei den letzteren sind sie nur an dem 1. Pleopodenpaar stärker entwickelt (Milne-Edwards, 68, p. 128).

12. Decapoden.

Bei den Decapoden erreicht die Entwicklung der Atemeinrichtungen mit der Größenentwicklung des Körpers und mit der Verstärkung des Panzers eine hohe Stufe. Als Ausnahme läßt sich da *Leucifer* anführen (s. Gerstaecker-Ortmann, 36), wo das ungemein zarte und glasartig durchscheinende Integument spezielle Atemorgane entbehrlich macht.

Die Kiemenorgane sind größtenteils an den Epipoditen, äußeren basalen Anhängen der 8 Gliedmaßenpaare des Cephalothorax, vom 1. Maxillarfuße angefangen, in verschiedenem Grade entwickelt, aber auch als verlagerte Epipodialanhänge an der Seitenwand des Cephalothorax (s. Wintersteins Aufsatz über die phys.-chem. Erschein. d. Atmung in diesem Handbuch). Bei den Macruren sind die Kiemen unvollständig, bei den Brachyuren vollständig in den Kiemenhöhlen eingeschlossen. Es handelt sich um eine vom Rücken beiderseits sich umschlagende Chitinfalte (Kiemendeckel), die aber bei den Macruren oft nicht bis zu den Beinursprüngen reicht (es bleiben zuweilen breite Spalten übrig) und besonders rückwärts die hintersten Kiemen frei in das Wasser hineinragen läßt, während sonst, besonders bei den Brachyuren, die Kiemenhöhle an den Insertionen der Gliedmaßen fest geschlossen und auch sonst mit dem äußeren Medium nur durch bestimmt lokalisierte Oeffnungen zusammenhängt. Bei Gerstaecker-Ortmann (36) werden einige Typen angeführt: unter den Macruren bei *Scyllarus* (Palinuriden) ist der untere Rand des Cephalothorax in horizontaler Richtung gegen die Einlenkung der Beine hin umgeschlagen, am Vorderrande jedes der fünf Hüftpaare be-

findet sich eine quere Spaltöffnung, an deren Grunde man die Basis der Kieme frei liegen sieht. Bei *Lithodes* (Anomura) legt sich der Cephalothorax den beiden vorderen Beinpaaren mit seinem unteren Rande knapp an, hebt sich aber von dem dritten merklich, von dem vierten stark ab, so daß eine große Spalte entsteht. Bei *Porcellana* (Anomura) wird der Cephalothorax von dem Ansatz des Hinterleibes abgehoben, indem sich die kleinen Beine des 5. Paares unter denselben einschieben. Bei *Ranina* (Brachyuren, Raniniden) dringt das Wasser nur durch eine Spaltöffnung, welche schräg nach oben und außen zwischen den Hüftgliedern des 4. und des dorsal verschobenen 5. Beinpaares zu liegen kommt; bei *Dromia* und *Homola* (Dromiiden) sind die unteren Pleuren des Cephalothorax mit dem Sternum fest verbunden, die Hüften der fünf Beinpaare sind zwischen ihnen eingekeilt, der Verschluß ist vollständig und das Wasser kommt nur von vorne her, durch einen am Vorderrand der Hüften des Scherenbeinpaares gelegenen Spalt (s. noch weiter bei den Brachyuren, p. 349).

Das Wasser der Kiemenhöhle kann bei denjenigen Macruren, wo ein größerer Abstand zwischen den Beininsertionen und dem Cephalothoraxrande vorkommt, bei der Lokomotion und durch Hebung und Senkung — nach Gerstaecker-Ortmann vermittelst der das Innenskelett und die Hinterleibsbasis verbindenden



Fig. 3.

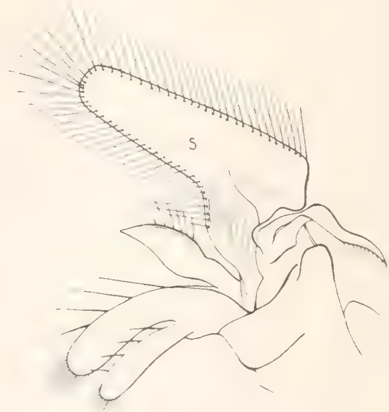


Fig. 4.

Fig. 3. Strudelorgan von *Palaemon ornatus* (nach Gerstaecker-Ortmann, 36, Taf. CIII. Fig. 1). mx^2 zweite Maxille mit dem „Scaphognathit“, pm^3 dritter Kieferfuß, p^1—p^5 Beinpaare, *pb* Podobranchie, br^1—br^5 Kiemen.

Fig. 4. Maxille des 2. Paares von *Palaemon squilla* L. (Nach Gerstaecker-Ortmann, 36, Taf. LXXIV, Fig. 2e). *S* Das schaufelartige Gebilde (Scaphognathit), durch dessen Schaukelbewegung das Atemwasser aus der Atemhöhle hinausgefördert wird.

Längsmuskulatur — gewechselt werden. Bei der Lokomotion werden die mit den Gliedmaßen in engerer Beziehung stehenden Kiemenorgane mehr oder weniger in der Atemhöhle bewegt. Beim Schwimmen dringt in den

Pausen zwischen den einzelnen Schwimmstößen bei den Macruren von unten etwas Wasser in die Atemhöhle ein, wenn sich der Körper etwas niedersenkt (von vorne ist die Atemkammer aber für die Wasserzuströmung verschlossen). Doch im allgemeinen gibt es eine spezielle Vorrichtung (Strudelorgan), welche den Wasserwechsel in der Kiemenhöhle besorgt: der plattenförmig erweiterte (oft ovale) Anhang (Epipodit oder Exopodit nach verschiedenen Autoren, nach HUXLEY auch gleich Epipodit + Exopodit) des zweiten Maxillenpaares (Fig. 3 u. 4) legt sich wie ein Deckel der die Kiemenhöhle vorne mit dem Mundraume in Verbindung setzenden Oeffnung an; er ist frei bis auf die Mitte seines Innenrandes, wo er vermittelst eines Stieles dem Basalgliede der Maxille aufsitzt; der hintere Abschnitt senkt sich herab, um das Wasser über die obere Fläche aufzunehmen, und durch eine rasche Erhebung schiebt er dasselbe nach vorne, wo sich zugleich der vordere Abschnitt herabsenkt und die bisher verschlossene Exspirationsöffnung frei macht: eine gewisse Wassermenge wird aus der Atemhöhle ausgeschleudert, während von der hinteren Inspirationsöffnung neue einströmt. Nach BOHN (13, 14) schlägt das Scaphognathit sehr oft ganz regelmäßig in Hundertsteln einer Minute. Auf diese Weise werden die Kiemen von einem kontinuierlichen Wasserstrome umspült. MILNE EDWARDS (68) hat die Muskeln dieses Anhanges durchschnitten, wonach die Oscillationen verschwanden und der Atemstrom aufhörte. (S. noch weiter unten.) — Während MILNE-EDWARDS der Meinung ist, daß bei den Macruren überhaupt der Eintritt des Atemwassers nur an den Seiten unter dem Panzerrande über den Fußbasen erfolgt, läßt das PAGENSTECHER nur für die rein schwimmenden Macruren gelten (s. außerdem oben die Angaben von GERSTAECKER-ORTMANN über die Bauverhältnisse der Atemhöhle).

Als Hilfsorgane der mechanischen Respirationstätigkeit hat schon MILNE-EDWARDS bei vielen Decapoden die wedelartigen Anhänge (Epipoditen) der drei Kieferfußpaare erkannt: es sind dies lange, schmale, abgeplattete, mit Borsten besetzte Flagella (Fig. 5 u. 6), welche sich in steter Bewegung befinden, infolge der Oscillationen der sie tragenden Gliedmaßen; bei den Macruren (*Astacus*, *Potamobius*, *Palinurus*, *Scyllarus*) kommen diese Anhänge sowohl an der Basis der Beine als auch an derjenigen der Kieferfüße vor und erheben sich vertikal zwischen den Kiemen; sie fehlen bei *Pagurus*, *Callianassa* u. a.; bei den Brachyuren gibt es jederseits drei solche „flabelliforme Anhänge", die nach oben und hinten gerichtet sind, zwei zwischen den Flanken und den Kiemen, einer auf der Oberfläche der letzteren: durch ihre Hebungen und Senkungen wird nicht nur das Wasser über der Kiemenoberfläche, sondern auch zwischen den einzelnen Kiemenblättchen etc. erneuert (und wohl auch die Oberfläche der Kiemen gereinigt). BOHN (13) legt auf die Bedeutung der Exopoditen der Kieferfüße für den Respirationsakt Gewicht (dieselben schlagen in den Atemstrom bei seinem Ausgange aus der Atemhöhle ein und setzen gleichsam die Tätigkeit des Scaphognathits fort; zuweilen sind sie einseitig in Ruhe und die anderseitigen beginnen zu schlagen). CUVIER und auch WILLIAMS (97) haben geglaubt, daß die Flagella überhaupt die Ventilation der Atemhöhle besorgen. — Bei einigen Decapoden

werden außerdem spezielle „Putzfüße" angetroffen: so z. B. das verkürzte und verdünnte 5. Beinpaar (mit dem pinselförmig behaarten Endglied, welches von unten und hinten in die Kiemenhöhle eingeschlagen wird: *Pagurus*, *Lithodes*, *Porcellana*, *Galathea*, *Coenobita*, *Birgus* u. a.), oder das 2. Beinpaar (mit stark verlängertem und fühlerartig oder geißelartig gestaltetem 5. Gliede bei den *Cariden*, *Lysmata*, *Pandalus*, *Hippolyte*, *Alpheus*; über das beständige Bestreichen der Kiemenlamellen und Atemkammerwände s. COUTIÈRE (20) und HILGENDORF, 41); oder auch das erste (*Palaemon*). (S. bei GERSTAECKER-ORTMANN, 36). — Ueber die Umkehr des Atemstromes bei verschiedenen Decapoden (angeblich behufs Reinigung) s. GARSTANG und BOHN unten.

Bei den Thalassiniden (*Callianidea*, MILNE-EDWARDS, 68) kommen nicht nur in der Atemhöhle des Cephalothorax, sondern auch auf den Pleopoden des 2.—5. Paares am Postabdomen freiliegende Trichobranchien vor (GERSTAECKER-ORTMANN, 36).

Endlich hat LEREBOULLET (58) bei jungen Krebsen rektale Hilfsatmung sichergestellt: gefärbte Körperchen, dem Atemwasser zugemengt, hat er bis 20mal in 1 Minute in das Rektum eindringen und wieder hervortreten sehen (s. auch PLATEAU, 79).

Außer der Wasseratmung kommt bei den Decapoden Luftatmung vor; allerdings muß man da Fälle unterscheiden, wo

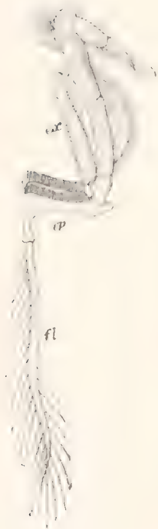


Fig. 5.



Fig. 6.

Fig. 5. Aeußerer (dritter) Kieferfuß von *Dorippe lanata*. (Nach GERSTAECKER-ORTMANN, 36, Taf. CV, Fig. 9). *fl* Der geißelartige Anhang, welcher zur Bestreichung (zum „Putzen") der Kiemen dient.

Fig. 6. Kiemenpyramide von *Grapsus varius* mit dem dieselbe bestreichenden Geißelgebilde fl^1. (Nach GERSTAECKER-ORTMANN, 36, Taf. CV, Fig. 7).

eine tatsächliche Luftatmung vorliegt und wo das Wasserleben auf längere Zeit sogar zur Unmöglichkeit wird, von denjenigen, wo das Tier nur ganz vorübergehend eine gewisse Zeit außerhalb des Wassers zu leben befähigt ist; s. WINTERSTEINS Abhandl. in diesem Handb. (1. Bd., 2. Hälfte, p. 95 etc.). — In der Luft gehen viele Decapoden bald ein (z. B. Cariden, Thalassiniden, viele Paguriden etc.). Einige Macruren halten aber lange aus, z. B. *Potamobius*, *Astacus*, *Scyllarus*, *Palinurus* etc., ja einige verlassen sogar willkürlich zeitweise das Wasser (*Potamobiidae*, *Parastacidae*); ihre Kiemen sind gegen Eintrocknung geschützt und der Gaswechsel geht auf den von Wasser ganz bespülten Kiemenflächen verhältnismäßig ungestört weiter, indem das eingeschlossene Wasser seinen Sauerstoffgehalt aus den aufgenommenen Luftblasen erneuert; zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Trichobranchien ist ein plattenförmiges

Gebilde — Epipodit s. oben — eingeschaltet, wodurch gleichsam abgeteilte Fächer zustande kommen. Schon MILNE-EDWARDS hat darauf hingewiesen, daß es ähnlich, wie bei den Fischkiemen, mehr die Zartheit und Weichheit der Kiemenorgane ist, welche das Ersticken der Tiere in der Atmosphäre zur Folge hat, als die Austrocknung der Kiemen, indem durch das Aneinanderlegen der einzelnen Kiemen außerhalb des Wassers eine bedeutende Verringerung der Atemfläche bedingt wird: wird dieses Aneinanderkleben der Atemorgane verhindert, so ist auch in der Luft ein ausreichender Gaswechsel möglich. — Bei den Brachyuren kommen sogar weitverbreitet Vorrichtungen vor, welche ganz regelmäßige Luftaufnahme in die Kiemenhöhle bewirken, bis endlich hochausgebildete Luftatmungshöhlen oder „Lungenhöhlen" auftreten (echte Luftatmer).

Von den Macruren wurden die Atmungsverhältnisse insbesondere bei den gemeinen Krebsen (*Potamobius* oder *Astacus*) studiert. Nach MILNE-EDWARDS hat sich mit ihnen HUXLEY eingehend beschäftigt.

Er zählt in jeder Atemkammer 18 vollkommene (und 2 rudimentäre) Kiemen, von denen 6 Podobranchien an den Basalgliedern der Thorakalgliedmaßen (vom vorletzten bis zum zweiten, sogenannten „Kiefer"-Fuße), 11 Arthrobranchien an den beweglichen Gelenkhäuten (je 2 an jenen der drei vorderen Gehfüße, des Scherenfußes und des äußeren Kieferfußes, eine an jener des 2. Kieferfußes) und eine gutentwickelte Pleurobranchie an der Thoraxwand (über dem Gelenke des letzten Gehfußes) angebracht sind. Die Podobranchien bestehen aus einer borstenbesetzten Basis, von der ein dünner Stamm entspringt, der sich in eine nach vorne gebogene Feder und eine hinten gelegene Platte teilt; die äußere und vordere Fläche des Stammes, sowie die ganze Feder ist mit Kiemenfäden bedeckt, während die Platte der Länge nach in etwa ein Dutzend Falten gelegt ist; die Arthrobranchien (sowie die Pleurobranchie) sind einfache, allmählich sich verjüngende, mit Kiemenfäden bedeckte Gebilde. Diese Kiemenorgane sind an den einzelnen Thoraxgliedmaßen gruppiert, durch Coxopoditborsten voneinander getrennt (die letzteren — lange gewundene Haare — stehen in Büscheln angeordnet am Basalgliede der Füße).

Die schaukelartigen Bewegungen oder Schläge der schaufelförmigen (s. oben) Platte der 2. Maxille — des sogenannten Scaphognathits — erfolgen nach HUXLEY (46) bis viermal in 1 Sekunde (nach PAGENSTECHER [77] in der Norm außerordentlich regelmäßig beim lebenskräftigen Tiere etwa 40mal in der Minute; augenscheinlich ist die Frequenz von der Temperatur wesentlich abhängig; nach RICHET [81] werden bei 30° C die Respirationsoscillationen des „Flabellums" eingestellt); dadurch wird das Wasser aus dem trichterförmigen vorderen Gange der Kiemenhöhle unaufhörlich ausgeworfen, während von hinten frisches nachströmt. Hebt man das Tier aus dem Wasser, so fließt ein Teil der in der Atemhöhle befindlichen Flüssigkeit heraus und aus der Exspirationsöffnung werden Luftblasen ausgestoßen (eben durch die Tätigkeit des Scaphognathits). Beim Gehen werden die an den Basalgliedern der Gehfüße befestigten Kiemen in Bewegung gesetzt, worin man augenscheinlich eine Regulationsvorrichtung erblicken kann, indem während des erhöhten Gaswechsels, welcher bei der Lokomotion zustande kommt, gleich-

zeitig für eine Erleichterung des Gasaustausches auf der Kiemenoberfläche gesorgt wird. Sonst werden aber auch die Bewegungen des Scaphognathits je nach dem Atmungsbedarf in ihrer Frequenz reguliert.

Auch die rhythmischen pendelnden Bewegungen der Pedes spurii besitzen eine gewisse respiratorische Bedeutung, indem sie einen stetigen Wasserwechsel bedingen; ihr Spiel wird zeitweise auch in der Norm eingestellt. Alle 5 Paare schlagen immer zugleich. Bei den Garneelen *Leander xiphias* und *L. treillanus* sind die Abdominalbeine in der Ruhestellung gegen die untere Seite des Abdomens geklappt, aber sie können auch ganz langsam schlagen, ohne das Tier zu erschüttern, und bedingen so einen respiratorischen Atemstrom in der Umgebung des Tieres. Es können sich nur 1, 2 oder 3 Beinpaare gleichzeitig bewegen, meist aber werden alle bewegt, und zwar nacheinander (1 schlägt aber gleichzeitig oder etwas nach 2); durch stärkere Schläge wird Aufsteigen bewirkt (Doflein, 25).

Von den Untersuchungen über die Beziehung des Nervensystems zur Atemtätigkeit des Krebses seien zuerst Vulpians (93) Angaben angeführt; derselbe hat beim gehirnlosen Tiere spontane Fußbewegungen, nach Durchtrennung des abdominalen Bauchmarkes spontane rhythmische Oscillationen der Afterfüße verzeichnet; nach einseitiger Kommissurendurchtrennung (z. B. rechts) zwischen dem 1. und 2. Abdominalsegment schlagen die gleichseitigen Abdominalfüße in der Rückenlage und bei den Bemühungen, sich in die Bauchlage umzukehren, zusammen mit den linken, aber unter normalen Bedingungen sind die rechten Pedes spurii gegenüber den linken verspätet, um erst bei energischen Bewegungen synchron zu arbeiten; noch nach beiderseitiger Operation kann man anscheinend spontane Bewegungen der distalen Anhänge beobachten. Lémoine hat beim Tiere ohne Oberschlundganglion rhythmische Oscillationen der Mundfüße und Abdominalanhänge gesehen (die letzteren sollen nach der Durchtrennung der Kommissuren hinter dem Unterschlundganglion in ihrer Koordination etwas gestört sein). Auch Ward (95) hat nach der Durchtrennung der Schlundkommissuren das normale Spiel der Pedes spurii beobachtet, welches nach Reizung in der Aftergegend eingestellt wird.

Nach der Entfernung des Oberschlundganglions sieht man nach Steiner (89) den ganzen Kiefer- und Kiemenapparat vielfach in Tätigkeit, auch ohne daß man sie reizt, während Lémoine nach der Durchschneidung der beiden dorsoventralen Kommissuren die (Scheren-, Abdominalfüße und) Kiemenvorrichtungen in der vorderen Oeffnung der Kiemenkammer nur auf Reiz tätig gesehen haben will. Nach der Vernichtung des Unterschlundganglions wird der ganze Kiefer- und Kiemenapparat gelähmt, da es das zentrale Organ derselben ist (Lémoine). Nach der Durchschneidung der Kommissuren zwischen dem ersten (Unterschlundganglion) und 2. Bauchganglion steht die Atmung still; obwohl man die Kiemen der Kieferfüße nach der Durchschneidung und noch am folgenden Tage in Bewegung sehen kann, werden ihre Bewegungen weiterhin eingestellt (auch wenn man die Verblutung aus dem bei der Operation durchtrennten vorderen Aste der Sternalarterie verhütet, sterben die Tiere am folgenden Tage oder etwas später). Daraus zieht Steiner den Schluß, daß von dem Atemzentrum des Unterschlundganglions der Hauptanteil der Fasern zum 2. Bauchganglion zieht und von da weiter zu den betreffenden Kiemenorganen, während die Nervenfäden für die Kiemen

der Kieferfüße direkt aus dem 1. Bauchganglion in die Peripherie gelangen; stellen diese Kiemen am Tage nach der Durchschneidung des Bauchstranges ihre Tätigkeit ebenfalls ein, so sei das die Folge des allgemeinen Darniederliegens der Lebenstätigkeit. Nach der Durchtrennung des Bauchstranges hinter den Scheren sind die Kiemenbewegungen in bester Verfassung, obwohl dabei ebenfalls ein großer Blutverlust zustande kommt.

Ueber die ausgezeichneten Ergebnisse von BETHES (7) Untersuchungen über die Physiologie des Zentralnervensystems des Krebses findet der Leser in BAGLIONIS (4) Abhandlung eingehende Berichterstattung. BETHE hat hierbei aber den Atembewegungen keine systematische Beachtung gewidmet; wir können also nur folgendes anführen, was eine Beziehung zu denselben hat: nach der Durchschneidunng der Schlundkommissuren steht das Tier oft an derselben Stelle auf etwas stärker im Hüftgelenk flektierten Gliedmaßen (etwas erhoben) und weist dabei fortwährende Bewegungen der Beine im Takte des Ganges (oder Putzbewegungen) auf, zugleich mit regelmäßigen Oscillationen der Pedes spurii (die zeitweilige Einstellung derselben kommt auch in der Norm vor). Nach der Durchschneidung beider Längskommissuren zwischen den Mundganglien und dem Scherenganglion werden die koordinierten Gangbewegungen vernichtet, während die Mundextremitäten sich ganz normal verhalten und auch die Abdominalanhänge ihre Tätigkeit wie üblich verrichten; die Gangbeine bestreichen („putzen") aber fast unaufhörlich den Hinterkörper oder einander, wobei also ebenfalls eine Wasserdurchmischung in der Atemhöhle zustande gebracht wird. Das Spiel der Abdominalfüßchen verläuft auch nach der Durchschneidung beider Längskommissuren zwischen dem 1. und 2. Beinganglion normal; wird aber die rechte Kommissur zwischen dem 2. und 3. Beinganglion durchschnitten, so sieht man zuweilen die rechten Pedes spurii stehen oder sich in ihren Bewegungen gegenüber den linken verspäten. Nach der Durchtrennung beider Längskommissuren zwischen dem 1. und 2. Abdominalganglion schlagen die Afterfüße schwach, zuweilen nur ein Paar davon, oder sie schlagen nicht gleichzeitig oder, wenn gleichzeitig, so richten sie sich nicht synchron auf, sondern nacheinander (die einseitige Operation hat einseitige Störungen zur Folge).

Von den übrigen Macruren hat YUNG (98) an (*Homarus*) *Astacus gammarus* sichergestellt, daß das Unterschlundganglion die Tätigkeit der Kauwerkzeuge und der Mundfüße (sowie der an denselben angebrachten Respirationsvorrichtungen) bedingt. Einige den bisher geschilderten Verhältnissen ähnliche Ergebnisse erhielt DEMOOR (23) bei *Palaemon serratus*.

Bei *Palinurus* berichtet BOHN (14) über die „lamelles ondulantes", 4 „Scaphognathite", die jederseits den Atemstrom an der Exspirationsöffnung bewirken. Die Mysisstadien der *Palaemon*-Larven benutzen die Exopodite (die oft unbeweglich im Wasser schweben) sowohl zur Schwimm- als auch zu Atembewegungen, welche diskontinuierlich, oft einseitig etc. verlaufen. Bei den Paguriden, bei Larven sowie bei erwachsenen Tieren bewirken die Exopodite der Maxillarfüße einen steten Wasseraustausch. Nach BOHN bestehen bei den verschiedenen Macruren erhebliche Unterschiede in der Tätigkeit der Scaphognathite, indem z. B. bei den Paguriden der Rhythmus gewöhnlich sehr regelmäßig und beständig ist,

aber bei anderen diskontinuierlich und veränderlich. Durch äußere Einflüsse wird derselbe leicht beeinflußt.

Für *Albunea* (*Hippidea*, Anomura) gibt Garstang (32) einen ähnlichen Mechanismus der Respiration an wie bei dem Brachyuren *Corystes* (s. p. 350).

Ueber die Umkehr der Atemströmung bei den Macruren (sowie Brachyuren, s. weiter, insbesondere auch Garstang) gibt Bohn (11) an, daß dieselbe allgemein vorkommt, allerdings zuweilen nur auf einige Sekunden, ohne daß dabei Luft in die Atemhöhle aufgenommen würde: so kann man z. B. bei der Megalopalarve von *Palaemon* im Karminwasser zuweilen sehen, wie von dem unteren Rande des Cephalothorax die Karminkörperchen ausgespritzt werden; die Stromumkehr soll die Bedeutung haben, die Kiemenhöhle von fremden Körperchen zu reinigen. Bei *Homarus* und *Pagurus bernh.* Fabr. beträgt die Dauer der Stromumkehr während 10 Minuten in Hundertsteln einer Minute ausgedrückt mehr als 10, bei *Potamobius*, (*Astacus*), *Crangon vulgaris*, *Alpheus ruber*, *Palaemon*, *Hippolytes*, *Galathea*, *Gebia*, *Callianassa* 10—30.

Bezüglich der Analatmung (s. oben) bemerkt Huxley (46, p. 296), daß er sie bei unverletzten erwachsenen Krebsen nie zu beobachten vermochte; zerstört man aber die Thorakalganglien, so beginnt sofort eine rhythmische Erweiterung und Schließung des Afterendes des Rektums und geht so lange fort, als die hintersten Ganglien des Abdomens intakt sind. Ueber diese rhythmischen Bewegungen berichtet schon Vulpian (93, p. 794) nach Durchtrennung der Bauchganglienkette vor dem 1. Abdominalsegment. Ueber rhythmische Bewegungen, welche bei elektrischer Reizung des Ganglion terminale bei *Palinurus* (und *Maia*) am Darme sowie an der Anusöffnung erscheinen, aber auch am isolierten Darme (mit der Analmündung) vorkommen und vielleicht durch peripher gelegene Mechanismen bedingt sind, s. bei Bottazzi (15) und Miller (67).

Ueber den Paguriden *Birgus latro* und seine Luftatmung (Saint Hilaire, Milne-Edwards 68, Semper 83, Smith 87, Horst 44, Andrews 1, auch Napoli 74) wird in diesem Band p. 97 von Winterstein berichtet, ebenfalls über *Coenobita* (s. Ortmann 75a, p. 1183, Bouvier 17).

Eine spezielle Anpassung weist *Spongicola venusta* (Peneideen) auf; das Tier lebt im Paragaster von verschiedenen Euplectellen, welche wohl zugleich den nötigen Atemstrom besorgen (Sollas 88, p. 206).

Bei den Brachyuren besteht, wie schon oben angedeutet wurde, eine große Mannigfaltigkeit in der Anordnung der Oeffnungen der Atemhöhle, wohl in Beziehung zu dem weitgehend durchgeführten Verschlusse derselben oberhalb der Beinbasen. Die Inspirationsöffnung pflegt nach Milne-Edwards (68) auf die der vorderen Partie der Basis des 1. Beinpaares entsprechende Stelle begrenzt zu sein; das Basalglied der äußeren Kieferfüße verschließt mit seinem äußeren großen Anhang (einem „Flabellum", ähnlich den übrigen solchen Gebilden, die zur Reinigung der Kiemen dienen), diese zwischen der Basis des 1. Beinpaares und dem benachbarten unteren Cephalothoraxrande gelegene Eintrittsöffnung, welche aber geöffnet wird, wenn die Mundportion dieser Gliedmaßen sich senkt, entweder um Nahrung durchzulassen oder um den Exspirationsstrom freizumachen.

Dies ist eine Vorrichtung, welche bei den Macruren vollständig fehlt (bei den letzteren besteht eine breite Inspirationsöffnung bis in die hintere Abteilung der Thorakalregion).

MILNE-EDWARDS hat mit AUDOUIN (2) das Funktionieren der Ventilationsvorrichtung bei *Maia squinado* demonstriert, indem er in einem ersten Versuche diese Inspirationsöffnung im Wasser untertauchte, die Exspirationsöffnung (vor dem Munde) aber über der Wasseroberfläche hielt: solange die Kieferfüße aneinander genähert blieben, war die Eintrittsöffnung verschlossen; als sich dieselbe öffnete, konnte man eine ausgiebige Wassermenge der Exspirationsöffnung entströmen sehen; als nun diese Oeffnung untergetaucht, dagegen die Inspirationsspalte in der Luft gehalten wurde, kamen aus der ersteren Luftblasen hervor. Durch spezielle Versuche hat er auch gezeigt, daß die Flabella der Kieferfüße für das Zustandekommen des Atemstromes bei den Brachyuren (*Carcinus*) von untergeordneter Bedeutung sind, und daß der „valvule mandibulaire“ in dem Ausfuhrkanale die Hauptrolle zukommt.

Von den Abweichungen hat MILNE-EDWARDS die Leucosiiden hervorgehoben, wo keine Oeffnung in dem Bezirke zwischen dem Cephalothoraxrande und der Beinbasis anzutreffen ist: der Einfuhrkanal verläuft hier dem Ausfuhrkanale parallel, aber sein Eingang ist von den Mundanhängen verdeckt (die am äußeren Rande des Prälabialraumes sich einziehende tiefe Rinne wird durch Auflegen des Exopodits des 3. Maxillarfußes zu einer Röhre geschlossen). *Ilia nucleus* senkt die äußeren Kieferfüße hin und wieder nur leicht und hebt dabei besonders den Exopoditast von der Rinne ab, um Wasser in dieselbe einzulassen, während sonst bei den Brachyuren die Oeffnung durch das Spiel des deckelförmigen Anhanges der äußeren Kieferfüße verschlossen und freigemacht wird (GERSTAECKER-ORTMANN, 36).

Bei den Raniden mündet die Kiemenhöhle hinten kanalartig an der Basis des Abdomens (MILNE-EDWARDS) durch eine Inspirationsöffnung.

Die in den Meerestiefen lebenden Dorippiden haben nach MILNE-EDWARDS die Inspirationsöffnungen mehr nach vorne, in die Pterygostomregion verschoben, sonst aber werden sie in der bei den Brachyuren üblichen Weise geschlossen und geöffnet. Nach BOUVIER (16) sollen die afferenten Kanäle entweder vergrößert und zu einer Spalte verlängert werden, in welcher sich das Basalglied der äußeren Kieferfüße mit seinem langen Epipodit bewegt, oder sie können reduziert bis sogar völlig geschlossen sein.

Bemerkenswert ist die von DOFLEIN (24) gemachte Angabe, daß die Tiefseebrachyuren mächtig aufgetriebene Atemhöhlen besitzen, was der Autor mit der Sauerstoffarmut des Wassers in Beziehung bringt.

Weit einförmigere Verhältnisse weist die Exspirationsöffnung auf, zu welcher sich die Kiemenhöhle kanalartig nach vorn verjüngt; die Ausmündung befindet sich vor dem Munde, im äußeren Winkel des Prälabialfeldes; bei der Mehrzahl der Brachyuren (MILNE-EDWARDS) kommt ein völliger Verschluß dieses Raumes vor, während bei den Macruren die Exspirationsöffnung der Atmungshöhle immer frei vorliegt. Bei den Leucosiiden nähern sich die Exspirationskanäle in der Medianlinie aneinander bis zum Zusammenfließen vor dem Munde, was BOUVIER (16) auch für die Dorippiden anführt. Zuweilen bedecken die sich schließenden äußeren Maxillen die Exspirationsöffnung vollständig (s. MILNE-EDWARDS, 63, p. 135).

Bei *Ocypode rhomba* dringt das Wasser in die Kiemenhöhle zwischen den Basen des 3. und 4. Beinpaares ein, ähnlich bei *Gela-*

simus; *Sesarma* (*Pisonii*) soll den Hinterteil des Cephalothorax erheben, wodurch die Wasserzufuhr durch Spaltöffnungen oberhalb der Basis des 4. und 5. Beinpaares gefördert wird; bei *Grapsus minor* kommen zwei Inspirationsöffnungen auf jeder Seite vor, wovon die eine der Wasser-, die andere der Lufteinatmung (s. weiter unten) dient (MÜLLER, 70).

GARSTANG (32—35) hat eingehend die Zusammenhänge gewisser, sogar systematischen Charaktere der Brachyuren sowie auch Anomuren zu den Atemverhältnissen untersucht. Die vorderen Antennen von *Albunea* (Anomuren, p. 348), die hinteren von *Corystes*, der Frontalrand des Carapax bei *Platyonychus* oder laterale Dorne desselben bei *Bathynectes* (Zahl 5) und *Atelecyclus* (Zahl 9), Leisten der Scherenfüße von *Calappa* usw. sollen als Sieborgane für das Atemwasser funktionieren.

Vielleicht am merkwürdigsten sind die respiratorischen Anpassungen an das Leben im Sande bei *Calappa*, wo die eigentümlich geformten Chelipeden an die Stirnfläche angedrückt gehalten werden, so daß ihre Stacheln mit dem borstenbesetzten Rande des Körpers eine ausgiebige Filtervorrichtung für das Atemwasser bilden, welches in die Atem-

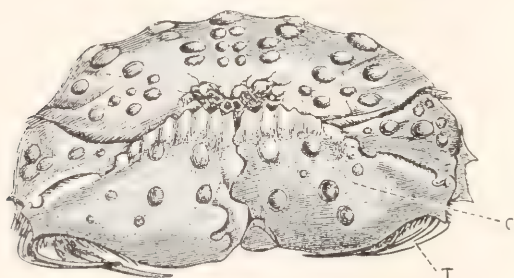


Fig. 7. *Calappa granulata* von vorne gesehen (etwa auf die Hälfte verkleinert, nach GARSTANG aus SMITH und WELDON (87). *C* Die Hand des Cheliped, *T* die Gangbeine. Die an die Stirnfläche angedrückten Scherenfüße mit ihren Stacheln und der borstenbesetzte Rand des Körpers bilden die Filtervorrichtung für das Atemwasser; die beiden Ausströmungsöffnungen sind etwas oberhalb der Mitte des Bildes sichtbar.

kammer eingesaugt wird. Die Ausströmung findet vorne durch eine Röhre statt, die durch eine Verlängerung der Endopodite der ersten Maxillipeden gebildet wird (am Bilde durch die zwei dunklen Höhlungen unter der „Nase" in der Mittellinie, nach SMITH, 87, p. 186). Auch bei *Matuta banksii*, ebenfalls unter den Oxystomaten, kommt eine analoge Vorrichtung vor; und merkwürdigerweise auch bei *Lupa hastata* unter den Cyclometopen. Bei *Ilia nucleus* findet sich die Inhalationsöffnung zwischen den Orbiten und führt in Höhlungen — die ebenfalls mit Filterhaaren ausgestattet sind — und Kanäle (geschlossen durch Auswüchse der Exopodite der dritten Maxillipeden).

Bei einer Reihe von im Sande lebenden Krabben — wie *Atelecyclus, Platyonychus*, *Albunea*, *Portumnus* etc. — hat GARSTANG zeitweilige Stromumkehr sichergestellt. *Corystes cassivellaunus* (32) z. B. ist während des Tages im Sande eingegraben: das Atemwasser geht durch das aus dem Sande ein wenig hervorragende „Antennenrohr" (durch die aneinandergelegten Antennengeißeln und deren Borsten gebildet) abwärts in die Prostomialkammer und von da beiderseits in die Kiemenkammern, aus denen es längs dem Rande des Branchiostegits am Grunde der Beine austritt: der Strom ist also umgekehrt, als es üblich ist, gerichtet, doch nur während des Ein-

gegrabenseins des Tieres; wenn es (wie das in der Nacht der Fall ist) den Sand verläßt, dringt das Wasser wiederum von hinten nach vorne ein; in beiden Fällen wird der Strom durch die Tätigkeit der Anhänge der zweiten Maxille hervorgebracht. Nach Bohn (10) hat schon früher Haan eine solche Umkehr des Atemstromes (wo?) beobachtet; er selbst gibt an, daß er bei *Carcinus maenas* in altem Wasser längere Zeit eine solche verfolgen konnte; wird das Tier in seichtes Wasser gebracht, so daß die Respirationsöffnungen über die Wasseroberfläche ragen, so dringen oft längere Zeit Luftblasen aus der untergetauchten Inspirationsöffnung hervor, wobei die Epipodite unbeweglich sein können, aber am Scaphognathite läßt sich die abweichende Art der Bewegung sehen. Darin erblickt Bohn eine zweckmäßige Vorrichtung, denn sonst würde das Tier schlechtes Wasser durch seine Kiemenhöhle durchleiten. Im Schlamme eingegrabene Tiere atmen auf ebensolche Weise reines Wasser, wie Bohn vermittelst Karmins sichergestellt hat. In dieser Weise erklärt er auch die von Garstang bei dem im Sande eingegrabenen *Corystes* erscheinende Stromumkehr. Auch bei *Portunus, Maia* u. a., in ganz anderen Lebensbedingungen lebenden Brachyuren, kommt aber zuweilen, wenn auch vorübergehend, eine Umkehr des Atemstromes vor: in Hundertsteln einer Minute ausgedrückt hat Bohn während 10 Minuten die Dauer der umgekehrten Stromrichtung abgeschätzt bei *Cancer pagurus* mehr als 10, *Hyas araneus, Maia squinado, Pilumnus histellus* bis 30, *Stenorhynchus phalangium, Portunus puber, Carcinus maenas* bis 100 (1 Minute in 10 Minuten!), *Portumnus nasutus* (an dem Garstang neue Beobachtungen angestellt hatte) und *Corystes cassivellaunus* bis über 900. Im ganzen hat er 27 Arten aus verschiedenen Familien (auch Macruren, s. oben) untersucht. Die Hauptrolle spielt dabei der Scaphognathit (nicht die Epipodite oder Flagella, noch die Hinterfüße, z. B. bei *Galathea*, s. oben), hier und da nimmt auch die Bewegung des Cephalothorax daran Anteil. Gewöhnlich soll zweimal in 1 Minute die Umkehr stattfinden (wobei bei derselben Art eine Beziehung zur Körpergröße besteht). Zuweilen dauert die Atemumkehr nur einige Augenblicke. (Bohn hat auch die Möglichkeit erwogen, daß diese Erscheinung eine Beziehung zu den Parasiten — Bopyriden, Entonisken — haben könnte; doch zur Entfernung derselben würde sie nicht dienen können, im Gegenteil fördert sie den Gaswechsel derselben, s. 338). *Atelecyclus* wechselt während des Eingrabens die Richtung des Atemstromes, um sie endlich beständig umgekehrt zu halten (Bohn, 12).

Als Anpassungen an die verschiedenen Lebensbedingungen deutet Bohn (14) auch andere Abweichungen der Atembewegungen bei den Brachyuren, wie z. B., daß die Exopodite der Maxillarfüße bei *Dromia, Cancer, Maia* unaufhörlich schlagen, und zwar gewöhnlich abwechselnd auf den beiden Seiten; bei Corystiden sind die Bewegungen schwächer; bei *Carcinus* und *Portunus* sind sie ebenfalls unregelmäßig und unbeständig wie die Scaphognathitbewegungen; bei *Grapsus* und *Gonoplax* ist diese Bewegung diskontinuierlich, es schlagen zuweilen nur einige Flagella einerseits auf wenige Sekunden etc. Sowohl die Bewegungen der Exopodite wie des Scaphognathits sollen durch Reize sehr veränderlich werden.

Ueber Weldons Versuche über die Selektion in der Natur auf

Grund von respiratorischen Einrichtungen bei *Carcinus maenas* s. bei SMITH (87, p. 189 etc.).

Spezielle Anpassungen weisen die von STIMPSON (1837) und HELLER entdeckten Krabben *Hapalocarcinus marsupialis* und *Cryptochirus coralliodytes* auf; SEMPER (84) hat ihre Vergesellschaftung mit lebenden Korallen beschrieben. *Hapalocarcinus* bewohnt geschwulstartige Auswüchse an den Aesten von *Sideropora, Seriatopora* (und *Pocillopora*), in denen er durch Ueberwucherung eingeschlossen wird, so daß endlich nur eine kleine Oeffnung übrig bleibt; das Tier bewegt sich in seinem Gefängnis ganz unbedeutend, nimmt das Atemwasser nahe dem Munde auf und läßt dasselbe am hinteren Ende der Kiemenhöhle heraus; der kontinuierliche Atemstrom verhindert den vollständigen Verschluß der Korallenmasse, welcher erst nach dem Tode des Gastes erfolgt. Aehnliches gilt auch für *Cryptochirus*, welcher in zylindrischen oder trichterförmigen Löchern der massiv wachsenden *Goniastraea* und *Trachyphyllia* wohnt und seinen Vorderkörper weit aus dem Wohnloch herausstreckt.

Ueber die Atmungsverhältnisse der Landkrabben haben zuerst AUDOUIN und MILNE-EDWARDS (2) eingehende Untersuchungen angestellt und gefunden, daß es sich eigentlich um Kiemenrespiration handelt, aber die Gecarciniden, welche vorwiegend am Lande leben, besitzen gewisse Einrichtungen in der Kiemenhöhle, durch welche die stetige Feuchthaltung der Kiemen gesichert wird: die vom Gewölbe der Flanken zum unteren Cephalothoraxrande herabsteigende Portion der Körperhaut schmiegt sich nicht eng an den Kiemenapparat an, sondern erhebt sich stark und soll eine weiche feuchte Beschaffenheit erhalten (durch stetige Wasserexsudation), außerdem bildet sie an dem steilsten Abhange der Atemhöhle eine große longitudinale Falte, in der ein gewisser Wasservorrat aufbewahrt werden soll: die beständige Wasserverdunstung bewahrt die Kiemen vor Austrocknung. Die Tiere halten sich außerdem an feuchten Stellen auf und suchen zeitweise das Wasser auf. Bei *Boscia* (*Potamophilia* Latr.) soll die erwähnte Längsfalte außerordentlich groß sein und die die Höhlendecke auskleidende Membran ist mit verästelten Protuberanzen bedeckt, welche eine schwammige (vielleicht wasserabsondernde) Masse bilden; eine Reihe von Gecarciniden besitzen keine vaskularisierten Exkreszenzen der Atemhöhlenwand, sondern nur verschieden ausgebildete Wasserreservoire (s. darüber MILNE-EDWARDS, 68, p. 140). *Ocypе* soll in der Kiemenhöhle ebenfalls schwammige Gebilde enthalten; von dem daselbst sowie bei *Uca* (*Gelasimus*) zwischen den Basen der 3. und 4. Pereiopoden vorkommenden Haarpolster berichtet ORTMANN (75a, p. 1183), daß man darin nicht eine zum Einlassen der Luft in die Kiemenhöhle dienende Vorrichtung erblicken darf, sondern es wird vermittelst desselben die Bodenfeuchtigkeit des Aufenthaltsortes wie mit einem Schwamme aufgesaugt und den Kiemen zugeführt; die Vorrichtung hat schon MILNE-EDWARDS beschrieben und zu deuten versucht; J. MÜLLER (73), der sie eingehend bespricht und sehr kompliziert findet, meint, daß sie zur Luft- eventuell auch Wasseratmung dient. S. auch DUCHASSAING (28) (*Cardiosoma* und *Uca* sucht bei Ueberschwemmungen trockene Orte auf, *Sesarma Pisonii* klettert bis in das Geäste usw.). Ueber den typischen Luftatmer unter den Brachyuren (nach JOBERT, 50) *Uca una* s. bei WINTERSTEIN (dieses Handb., Bd. 1, 2. Hälfte, p. 97). Auch bei *Gelasimus* ist die Luftatmungsvorrichtung hochausgebildet; bei *Grapsus*, welcher gleiche Zeiten im Wasser und in der Luft verbringt, ist die Kiemenhöhle kleiner und minder für Luftatmung eingerichtet; weiter berichtet JOBERT über *Cardiosoma, Tylocarcinus* (*Sylviocarcinus*). — Bei *Ocypoda* sind die Kiemen völlig verschwunden, die Lungen enthalten in den Wänden reichlich Gefäße; die Oeffnungen liegen zwischen den Basen des 3. und 4. Paares der Gehfüße; die Tiere sind typische Luftatmer, welche nicht einen Tag im Wasser aushalten können (SMITH, 87, p. 194).

Eine eigentümliche Ventilationsvorrichtung für die Luftatmung der *Uca* erblickt Jobert (50) in den Bewegungen der vertikalen Scheidewand zwischen der Atemkammer und der Leibeshöhle: bei den Herzbewegungen soll diese Scheidewand Inspiration und Exspiration der Luft bewirken. Außer der im Bezirke der Basis des ersten Beinpaares befindlichen Inspirationsöffnung sollen noch andere bestehen, eine größere zwischen dem 3. und 4. Beinpaare und zwei kleinere etwas vorn von der letzteren; draußen sind die Oeffnungen von Haarpolstern bedeckt.

Es hat schon Milne-Edwards bei einigen Catometopen, die sich an feuchten oder sogar trockenen Stellen aufhalten, noch eine zweite Inspirationsöffnung für die Luft beschrieben. Und Müller berichtet über die Ventilationsbewegungen, welche bei *Grapsus messor* nur für den Luftaufenthalt dienen: es soll da der Cephalothorax erhoben werden, wodurch die vordere Oeffnung verengt oder sogar verschlossen wird (dieselbe soll nur der Wassereinatmung dienen). Die Lebensbedingungen von *Eriphica gonogra, Sesarma, Cyclograpsus* u. a. bringen es mit sich, daß die Tiere oft ganze Stunden in der Luft atmen müssen, wozu eine hintere Luftinspirationsöffnung an der Basis des 5. Beinpaares dienen soll, was auch bei verschiedenen Land- und amphibischen Krabben vorkommt. Bei den Atembewegungen wird auch ein Teil des in der Atemhöhle befindlichen Wassers auf die Grenze des Mundhofs gebracht und wieder zurückgezogen, wobei vermittelst granulierter Flächen oder auch Haare das Wasser ohne großen Verlust der Luft ausgiebig ausgesetzt wird, wodurch ebenfalls der Gaswechsel erleichtert werden soll (*Sesarma*, *Cyclograpsus*, s. auch Pagenstecher, 77, Plateau, 79). *Aratus Pisonii*, welcher im Geäste läuft (Brasilien), lüftet den hinteren Teil seines Rückenschildes oberhalb des letzten Beinpaares zu einer weiten Spalte, durch welche man in die Kiemenhöhle hineinsehen kann; die Erhebung und Senkung des Rückenschildes geschieht wahrscheinlich vermittelst „of a membranous sac which can be inflated by the body-fluids“, Smith (87, p. 195); das Tier behält die Kiemen und kann regelmäßig im Wasser atmen.

Doch es scheint (s. auch dies. Handb., 1. Bd., 2. Hälfte, p. 96), daß viele Brachyuren auch ohne speziell ausgebildete Anpassungsvorrichtung für die Luftatmung längere Zeit außerhalb des Wassers leben können: es reichen da schon die gegen Wasserverdunstung gut geschützte Kiemenhöhle (welche oft nur durch kleine Löcher, nicht durch Spalten mit der Luft in Verbindung steht) sowie die vor dem Zusammenkleben geschützten Kiemen aus (schon J. Müller, 73 weist auf die harten Fortsätze hin, welche insbesondere bei den Landkrabben zwischen den einzelnen Kiemenblättern angebracht sind, s. oben bei Macruren). Von *Carcinus maenas* ist bekannt, daß er längere Zeit außerhalb des Wassers aushält (während Paul Bert (6a) nur 8 Tage anführt, berichtet J. van Rees (80a), daß er ihn in feuchter und kalter Atmosphäre bis 3 Monate am Leben erhalten hat). S. auch Parfitt (78).

Potamoniden, Sesarminen und andere Süßwasserkrabben suchen regelmäßig den Luftaufenthalt auf; *Geotelphusa* wird weit vom Wasser in feuchten Wäldern gefunden (Ortmann, 76). Auf der anderen Seite aber gibt für *Telphusa fluviatilis* Rolland (82) an, daß er sie in der Sahara in Springquellen 80 m tief aufgefunden hat und daß sie 35 Tage anderthalb Meter tief ohne Störung leben kann.

C. Pöcilopoden (Xiphosuren).

Bei den Xiphosuren (Pöcilopoden) besitzt der Hinterleib 6 Paare lamellöser Beine, von denen das erste mit dem Cephalothorax verbunden den derben Deckel (Operculum) für die weiteren bildet; die 5 hinteren Paare, welche sich durch dünne Haut auszeichnen, tragen an der Rücken- und Außenfläche eine große Anzahl — bei erwachsenen Tieren bis 150 — Duplikaturen, welche in der Richtung von vorne nach hinten bis etwa zum letzten Drittel an Größe allmählich abnehmend, sich gleich den Blättern eines Buches dicht aneinander legen: es sind dies zarte Gebilde, welche an dem freien Rande einen stärkeren Chitinsaum und Wimperhaare besitzen.

Diese Kiemenorgane werden durch Protraktoren und Retraktoren bewegt: die ersteren entspringen dem äußeren Teil der einem jeden Kiemebeinpaare vorangehenden Hauteinstülpung, heften sich radiär ausspreizend an der Basis an, und bringen durch ihre Tätigkeit die Kiemenbeine in eine aufrechte Stellung, in der die Kiemenlamellen voneinander entfernt werden; die Retraktoren nehmen ihren Ursprung von der Basis der jedem Beinpaare entsprechenden Hauteinstülpung, inserieren sich an der hinteren, inneren und oberen Fläche des Basalgliedes jedes Kiemenbeins und legen dasselbe dem folgenden an (indem sie zugleich die Kiemenblättchen aneinanderdrücken, Gerstaecker-Ortmann, 75, p. 1111 etc.). Miß Hyde (47) spricht von „dropping and raising of the gill-plates" als von inspiratorischer und exspiratorischer Phase. In der ersten werden alle Kiemenplatten von der Bauchwand entfernt, die „gill-books" werden dilatiert und ihr Blutgehalt ausgiebig dem Wasser ausgesetzt; in der „Exspiration" werden die einzelnen Kiemenfächer rasch gegeneinander und gegen die Bauchfläche hin geschlagen, und die hinteren Ränder derselben werden leicht nach vorne gedrückt, wobei die „Kiemenbücher" zuerst abgeplattet, dann leicht gegeneinander gedrückt werden: ihr Blutgehalt wird entleert. Das normale Tier vollführt etwa 27 Atemzüge in 1 Min. bei 24° C, doch treten auch in der Norm lange Pausen auf (bis über eine Stunde), wobei die Kiemen in expiratorischer Stellung verbleiben; dann erscheint spontan der Rhythmus wieder.

Hyde (47—49) hat wertvolle systematische Untersuchungen über die Bedingungen des Atemrhythmus und die Innervationsverhältnisse ausgeführt.

Nach der longitudinalen oder transversalen Durchschneidung des Gehirnganglions, sowie nach der einseitigen oder totalen Exstirpation desselben, desgleichen nach experimentellen Eingriffen in den „oesophageal collar" und sogar nach der Exstirpation des subösophagealen Ganglions bleibt die normale Atmung bestehen; zuweilen treten später mehrstündige Pausen auf. Die Durchtrennung der Kommissuren zum distalen Bauchmarke ist mit großem Blutverlust verbunden, doch läßt sich aus dem anfänglichen Stillstande die Atmung vorübergehend reflektorisch auslösen, um später spontan zu erscheinen; die Pausenbildung und die krampfartige Einstellung der Kiemen unterscheiden sich kaum von dem gleichen auch in der Norm zu beobachtenden Verhalten. Werden dem Tiere 3 Ganglien des „oesophageal collar" belassen, so kann es gefüttert werden und bleibt 3 Wochen am Leben.

Nach der Durchtrennung des Bauchmarkes vor dem Operculum sieht man nach einigen Stunden etwa 75 Sekunden lang-

andauernde Atemperioden mit etwa 60 Sekunden langen Pausen abwechseln; am folgenden Tage wechselten Atemperioden mit Krampfintervallen ab, was sich durch 2 Wochen erhielt. Aehnliches Verhalten wurde nach der Durchtrennung vor dem ersten Abdominalganglion verzeichnet. Bloße Durchtrennung der Baucharterie ändert den Atemrhythmus ganz unbedeutend.

Nach der Durchtrennung zwischen den 2. und 3. Abdominalganglien schlugen die zwei ersten Kiemenpaare (mit dem Gehirn verbunden!) gewöhnlich normal, die drei hinteren bewegten

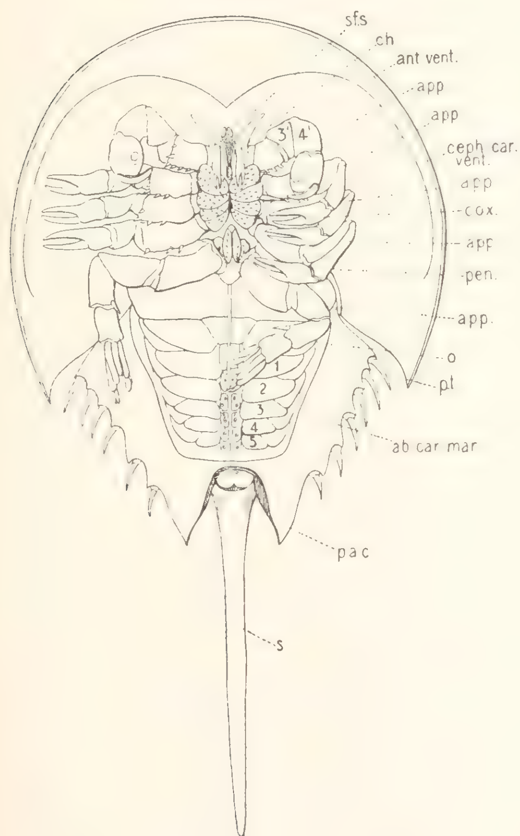


Fig. 8.

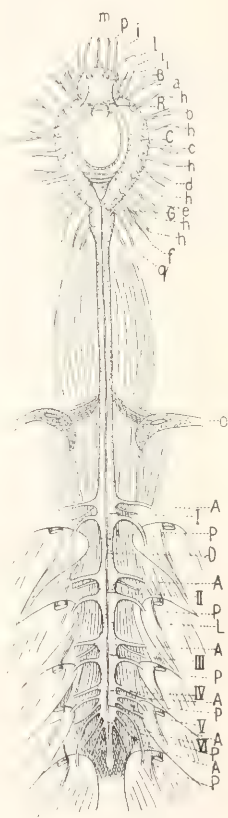


Fig. 9.

Fig. 8. **Ventrale Ansicht des Limulus** (nach HYDE). Die rechte Hälfte des Gehirns ist entfernt worden, die linken Anhänge sind stärker flektiert. (*sfs* Geruchsapparat, *ch* chilicerae, *ant. vent.* der vordere ventrale Rand, *app.* Thorakalanhänge, *ceph. car.* cephalothorakales Schild), *o* Operculum, *1—5* Kiemenplatten, *ab. car. mar.* Rand des abdominalen Schildes, *s* Stachel.

Fig. 9. **Ventrale Ansicht des Centralnervensystems von Limulus** (mit Gefäßscheiden; etwas vergrößert, nach HYDE). *B* Das vordere ösophageale Ganglion oder das Gehirn, *C* ösophagealer Nervenring; *D* abdominale Ganglienkette, *I—IV* die Ganglien derselben; *A* vordere, *P* hintere Gangliennerven; *L* abgeschnittene Enden der Kiemenplatten, *O* abgeschnittenes Ende des Operculum; *a—f* Integumentalnerven, *h* Nerven der Thorakalanhänge, *g* Opercularnerven.

sich schwächer, abwechselnd mit Krampfzuständen. — Nach der Durchtrennung vor den 1. und 3. Abdominalganglien wurden die Kiemenpaare 1 und 3 nur passiv mit den übrigen bewegt, die proximale und distale Abteilung schlugen unabhängig voneinander in selbständigem Rhythmus (mit Pausen oder Krampfeinstellungen): wenn keine von außen kommende Reizung vorhanden ist, so können sie auch gleich schlagen; wenn aber die vordere Gruppe mit dem Gehirn verbunden ist, so schlägt sie in abweichendem Rhythmus von demjenigen der hinteren. Wird das 2. Ganglion exstirpiert, so bewegt sich das zugehörige Kiemenpaar passiv mit den anderen und vermittelst der Wasserwellen, das erste Kiemenpaar und die distalen in unabhängigem verschiedenen Rhythmus: dieses Verhalten hat 2 Monate gedauert. — Nach medialer Spaltung des 4. Abdominalganglions (= 4.—6.) ließ sich bis zu gewissem Grade ebenfalls eine selbständige Automatizität der beiden Hälften sicherstellen. — Die lateral zu beiden Seiten des Bauchmarkes liegenden Nervenstränge (von manchen Autoren für Sympathicus gehalten) besitzen keine Beziehung zu dem Atemrhythmus.

Von den Untersuchungen über die Beeinflußbarkeit des Atemrhythmus seien folgende hervorgehoben: wird das Tier zu andauernder Bewegung der Gliedmaßen genötigt, so werden nach 1 Stunde die Atembewegungen sowohl der mit dem Gehirn verbundenen als auch der isolierten Kiemenpaare von 23 auf 27 in 1 Minute beschleunigt. Wird aber am Vordertiere eine Reizung der verschiedenen Anhänge ausgeführt, so werden in auffallender Weise nur die vor der Durchtrennungsstelle liegenden Kiemenpaare schneller bewegt.

Beginnt das Tier, dessen Atembewegungen eingestellt waren, zu fressen, so erscheinen sogleich die Atemzüge, und zwar auch bei dem Tiere, welches ohne Gehirn und postösophageales Ganglion ist (nur drei „Collarganglien“ besitzt, s. oben); beim Verschlingen der Nahrung werden auch die Bewegungen der distalen Kiemenpaare beschleunigt, deren Ganglien von den proximalen abgetrennt sind. Daraus ist zu ersehen, daß es die reflektorische Beeinflussung seitens der Verdauungsröhrenabschnitte ist, welche da eine Rolle spielt.

Beim Sterben kommen eigentümliche periodische Atemtätigkeiten zum Vorschein: beim Tiere mit vor dem Operculum durchtrenntem Bauchmarke sieht man rasche mächtige Atemzüge, die sich allmählich abschwächen, dann treten Krampfstellungen auf, und andere, an den Cheyne-Stokesschen Atemtypus erinnernde Erscheinungen. Während der langen Atempause ließ sich bei einem des vorderen Zentralnervensystems beraubten und endlich absterbenden Tiere durch mechanische Reizung des Abdominalpanzers eine Atemperiode hervorrufen, um so länger (und mit um so größeren Atemzügen), je ausgiebiger der Reiz war.

Beim normalen Tiere kann man in der Rückenlage durch mechanische Reizung der Bauchfläche einen exspiratorischen Atemstillstand hervorrufen; ganz ähnlich aber auch beim Tiere, welches nur das Bauchmark besitzt. Bei Tieren, deren Abdominalganglien in zwei Gruppen getrennt sind, werden die vorderen Kiemenpaare durch mechaniche Reizung nur vom Vordertiere beeinflußt, die hinteren vom Hintertiere aus (aber, wenn das Vordertier sich aus

der Rückenlage umwendet, wird dabei auch die distale Gruppe in ihrem Rhythmus geändert.)

Im Anschluß an diese reflektorisch bedingten Erscheinungen hat nun Hyde noch weitere für die Auffassung der Automatie des Bauchmarkes wichtige Beobachtungen durchgeführt.

Nach Entfernung des Herzens oder des Blutes wurden die Atembewegungen bis 40 Stunden fortgesetzt, während sie früher ausblieben, wenn die Verdauungsröhre exstirpiert worden war; außerhalb des Wassers kann *Limulus* ganze Tage am Leben bleiben, wobei die Atembewegungen ganz unregelmäßig sind, ja oft sehr lange in inspiratorischer Phase stehen bleiben. Daraus läßt sich nach Hyde schließen, daß der Kontakt der Kiemen mit dem Wasser den konstanten Reiz für die Tätigkeit des Atemzentrums abgibt, welches von der Reizwirkung des Blutes weitgehend unabhängig ist. Der Atemrhythmus von *Limulus* ist reflektorisch bedingt. Um dies direkt nachzuweisen, hat Hyde sinnreiche Versuche angestellt, die sämtlich auf der Tatsache beruhen, daß die vorderen Wurzeln jedes Abdominalganglions afferent, die distalen gemischter Natur sind, und auf der Erfahrung, daß sich die afferenten Fasern der hinteren Wurzeln mit etwa 0,3 Proz. (etwa durch 20 Minuten applizierter) Kokainlösung oder durch (30—35 Sekunden lang durchgeführte) starke Reizung mit Induktionsströmen merklich früher (vorübergehend) lähmen lassen, als die motorischen Bahnen. Als Beispiel dieser Versuche führen wir den folgenden ausführlicher an: Das zweite Abdominalganglion wird von den übrigen isoliert, und auch seine vorderen Wurzeln werden durchtrennt (sie enthalten afferente Bahnen vom Integumente, von der Verdauungsröhre, vom Herzen und von den abdominalen Longitudinalmuskeln): das Ganglion ist dann nur mit den afferenten Bahnen des zweiten Kiemenbeinpaares verbunden und entsendet efferente Impulse zu den Muskeln desselben; es werden die respiratorischen Bewegungen des zweiten Kiemenbeinpaares verzeichnet, sowie die Veränderungen derselben bei Reizung verschiedener Partien der Kiemenblätter mit mechanischen oder chemischen Mitteln. Dann wird z. B. die linke hintere Wurzel kokainisiert (s. oben): das linke Kiemenbein zeigt einen Verlust des Muskeltonus und der Reaktion auf periphere mechanische Reize, seine Atembewegungen sind kaum merklich; doch die efferenten Bahnen sind intakt, denn wird der Nerv peripher oder zentral von der blockierten Stelle, oder die hintere rechte Wurzel mit Schwellenströmen gereizt, so wird das linke Kiemenbein stark bewegt (reizt man aber mit starken Strömen peripher von der blockierten Stelle, so werden die Bewegungen des rechten Kiemenbeines nicht, bei zentraler Reizung dagegen ganz merklich beschleunigt, was von „sensory block“ zeugt). Wird nun auch die rechte hintere Wurzel blockiert (Kokain, elektrisch, Durchfrierung), so werden manchmal die Bewegungen beiderseits eingestellt. Wenn also das Ganglion von allen afferenten Impulsen abgeschnitten ist, zeigt es keine Automatie. (In den anderen Versuchsreihen wurde eine mediane Spaltung des Ganglions ausgeführt, während die Hälfte proximal oder distal mit dem übrigen Zentralnervensystem verbunden blieb usw.)

Als weitere Stützen ihrer Ansicht über den wesentlich reflektorischen Ursprung des Atemrhythmus bei *Limulus* führt Hyde an: kleine *Limulus*, in Seewasser gehalten, durch welches

ein kontinuierlicher Strom von Kohlendioxyd durchgeleitet wurde, zeigten nur während 1 Minute exzitatorische Symptome, ähnlich dem ersten Stadium der Aethereinwirkung, aber es entwickelt sich keine dyspnoische Tätigkeit: es handelt sich um eine periphere Reizung, keineswegs um eine zentral bedingte Erscheinung; wurden die Tiere wieder in frisches Wasser versetzt (auch nach mehrstündigem Aufenthalte im kohlensäurehaltigen Medium), so kehrte der normale Atemrhythmus zurück. Wird ein kontinuierlicher Sauerstoffstrom durch das Wasser geleitet, so kommt keine Apnoë zustande, und bei Ventilation des Mediums mit Wasserstoff wird selbst nach 48 Stunden keine Dyspnoë hervorgebracht: die unbedeutenden Atembewegungen, welche zu dieser Zeit bestanden, wurden im frischen Seewasser durch den normalen Atemrhythmus ersetzt (also ohne dyspnoëartige Erscheinungen während der Erholung aus der Sauerstoffmangelparese).

Direkte Reizung der Integumental-, Herz-, Intestinal- oder Muskelnerven (oder der betreffenden Organe), die sich als spezielle Nervenstränge in der vorderen Wurzel jedes Abdominalganglions vereinigen, ruft Verlangsamung oder Beschleunigung der Atembewegungen hervor (je nach der Stärke, Lokalisation etc.). Nach Entfernung des Herzens ist der Atemrhythmus schwächer; werden dann auch die übrigen afferenten Impulse der vorderen Wurzeln ausgeschaltet, so erhält sich ein ganz schwacher Atemrhythmus nur durch die afferenten Bahnen der hinteren Wurzeln, kann aber durch Reizung des Integumentes der Kiemenspalten verstärkt werden.

Nach LOEB (64) soll der einheitliche Rhythmus der sämtlichen Atemfüße auf die Weise zustandekommen, daß das am öftesten tätige Ganglion die übrigen sonst ebenfalls automatischer Tätigkeit fähigen in seinem Rhythmus erhält. Werden je zwei Ganglien isoliert, so ist die Phase von je zwei Paar Gliedmaßen gleich; es läßt sich in keinem der Ganglien irgend ein koordinatorisches Hauptatemzentrum nachweisen, welches die Tätigkeit der übrigen beherrschen würde.

Von den übrigen Forschern, welche sich mit physiologischen Beobachtungen an *Limulus* beschäftigt haben, weisen wir noch auf CHILD (18) und PEARL (78a) hin. Nach CHILD bewegen sich die Kiemenbeine normal, solange die abdominale Ganglienkette oder wenigstens ein Teil derselben mit den entsprechenden Gliedmaßen in Verbindung ist. Bei den beinahe reifen Embryonen und bei den Trilobitstadien von *Limulus* kommen nach PEARL ähnliche Atembewegungen vor, wie bei den erwachsenen Tieren, nur sind sie häufiger (unter den gleichen Bedingungen etwa 55—60 bei den Embryonen, 25—30 in 1 Minute bei den alten Tieren).

(Ueber den Inhalt der Arbeit von BEECHER, 5, habe ich keine Angaben gefunden.)

Literatur.

Arthropoden.

A. Pycnogoniden, B. Crustaceen, C. Xiphosuren.

1. **Andrews, C. W.**, *Vorlage einer Photographie von Birgus latro, eine Sagopalme erkletternd. Proc. of Zool. Soc., London 1909, p. 887. (Ctbl. f. allg. u. experim. Biol.)*

2. **Audouin** et **Milne-Edwards**, *Sur la respiration des crustacés terrestres. Ann. d. Sc. nat., T. 15 (1828), p. 85.*
3. **Babák, E.**, u. **Foustka, O.**, *Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). Pflügers Arch., Bd. 119 (1907), p. 544.*
4. **Baglioni, S.**, *Physiologie des Nervensystems, in diesem Handb., Bd. IV, 1 (1911), p. 254.*
5. **Beecher, C. E.**, *Respiration of Trilobites. Amer. Journ. of Sc., 1896 (Amer. Nat., 30, Bibliogr.).*
6. **Bepler, H.**, *Ueber die Atmung der Oniscoideen. Diss. Greifswald, 1909, p. 51 (Neap. Jahrb.).*
6a. **Bert, P.**, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*
7. **Bethe, A.**, *Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 68 (1897).*
8. **Blanc, H.**, *Observations faites sur le Tanaïs Oerstedi Kroyer. Zool. Anz., 1883, p. 636.*
9. — *Contribution à l'histoire naturelle des asellotes hétéropodes, observations faites sur le Tanaïs Oerstedi Kroyer. Rec. Zool. Suisse, T. 1 (1884), p. 189.*
10. **Bohn, G.**, *Sur la respiration du Carcinus maenas. Compt. rend. Acad. Sc., T. 125 (1897), p. 441.*
11. — *Sur le renversement du courant respiratoire chez les Décapodes. Ebenda, p. 539.*
12. — *Du rôle des poils dans l'enfouissement des Atelecyclus. Trav. Stat. Zool. Arcach., Année 1898, p. 106.*
13. — *Du rôle des exopodites dans la production du courant respiratoire chez les crustacés décapodes. Compt. rend. Soc. Biol., T. 51 (1899), p. 281.*
14. — *Des mécanismes respiratoires chez les crustacés Décapodes. Essai de physiol. évol., éthol. et phylogén. Bull. Sc. France Belg., T. 36 (1903).*
15. **Botazzi, F.**, *Untersuchungen über das viscerale Nervensystem der dekapoden Crustaceen. Ztschr. f. Biol., Bd. 43 (1902), p. 341.*
16. **Bouvier, E. L.**, *Observations sur les crabes de la famille des Dorippidés. Compt. rend. Acad. Sc., T. 125 (1897), p. 785.*
17. — *Sur la respiration etc. des Paguriens terrestres du genre Cénobite. Bull. Soc. Philom. Paris, (7) T. 2 (1891).*
18. **Child, C. M.**, *The functions of the nervous system of the Myriapoda. Amer. Naturalist, Vol. 26 (1891), p. 1051.*
19. **Claus, C.**, *Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Arb. d. Zool. Inst. Wien, Bd. 6 (1885), p. 1—108.*
20. **Coutière, H.**, *Les Alpheidae, morphologie externe et interne, formes larvaires, bionomie. Ann. d. Sc. nat. Zool., (9) T. 8 (1899), p. 559.*
20a. **Darwin, Ch.**, *A monograph of the sub-class Cirripedia. Vol. 1 and 2, London 1851 and 1854.*
21. **Delage, Y.**, *Contributions à l'étude de l'appareil circulatoire des crustacés édriophthalmes marins. Arch. de Zool. expér., T. 9 (1881), p. 1—173.*
22. — *Circulation et respiration chez les crustacés schizopodes (Mysis Latr.). Arch. de Zool. expér. et générale, T. 2 (1883), p. 105.*
23. **Demoor, J.**, *Étude des manifestations motrices des crustacés au point de vue des fonctions nerveuses. Arch. de Zool. expér., Sér. 2, T. 9 (1891), p. 191.*
24. **Doflein, F.**, *Brachyura. Wiss. Ergeb. d. Dtsch. Tiefsee-Exped., Bd. 6 (Neap. Jahrb., 1901).*
25. — *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwigs, Bd. 3 (Jena, Fischer), p. 34, 1910.*
26. **Dohrn, A.**, *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. — Zur Kenntnis von Bau und Entwicklung von Tanais. Jen. Ztschr. f. Math. u. Naturwiss., Bd. 5 (1870), p. 291.*
27. — *Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. Golf. v. Neap. u. d. angr. Meer. Bd. 3 (1881), p. 252.*
28. **Duchassaing, P.**, *Notes on the habits of the Crustacea of the Antilles. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 9 (1852), p. 77.*
29. **Duvernoy-Lereboullet**, *Essai d'une monographie des organes de la respiration de l'ordre des crustacés isopodes. Ann. de Sc. nat., Sér. 2, T. 15 (1841), p. 177.*
30. **v. Fürth, O.**, *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. (1903.)*
31. **Gal, J.**, *Niphargus et Caecospheroma. — Observations physiologiques. Bull. Soc. Étude Sc. nat. Nimes, T. 31, 1904 (Bibl.)*
32. **Garstang, W.**, *Contributions to marine bionomics. 1. The habits and respiratory mechanism of Corystes cassivellaunus. Journ. Mar. Biol. Assoc. London, (2) Vol. 4 (1896), p. 223 (Neap. Jahrb.).*

33. **Garstang, W.**, *On the function of certains diagnostic characters of Decapod Crustaceans. Rep. 66. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc., 1896, p. 828.*
34. — *Contributions to marine bionomics. 2. The function of anterolateral denticulations of the carapace in sand-burrowing crabs. — 3. The system. features, habits and respiratory phenom. of Portumnus nasutus. Journ. Mar. Biol. Assoc. London, (2) Vol. 4 (1896), p. 396 (Neap. Jahrb.).*
35. — *On some modifications of structure subservient to respiration in Decap. Crust., which burrow in sand etc. Quart. Journ. Microsc. Sc., (2) Vol. 40 (1897), p. 211.*
36. **Gerstaecker, A.**, *und* **Ortmann, A. E.**, *Bronns Klassen und Ordnungen der Arthropoden. Bd. 5, 2. Abt., Crustaceen (s. 75 a).*
37. **Giard** *zit. nach* **Bohn, G.**, *Sur le renversement du courant respiratoire chez les Décapodes. Compt. rend. Acad. Sc., T. 125 (1897), p. 539.*
38. **Hardy, W. B.**, *and* **Mc Dougall, W.**, *On the structure and function of the alimentary canal of Daphnia. Proc. Cambr. Phil. Soc., Vol. 8 (1894), p. 41.*
39. **Hartog** *zit. nach* **Fürth**, *Vergleichende Physiologie der niederen Tiere, p. 117.*
40. — *On the anal respiration of the Copepoda. Quart. Journ. Microsc. Sc., Vol. 20 (1880), p. 244.*
41. **Hilgendorf**, *Die von H. Peters in Mozambique gesammelten Crustaceen. Monatsbericht d. Akad. Berlin, 1878, p. 829 (Neap. Jahrb.).*
42. **Hoek, P. P. C.**, *The Pycnogonids dredged during the cruises of the Willem Barents. N. Arch. Zool., Suppl., Vol. 1 (1881), p. 1 (Neap. Jahrb.).*
43. — *Nouvelles études sur les Pycnogonides. Arch. de Zool. expér. et génér., T. 9 (1881), p. 444.*
44. **Horst, R.**, *On the habits of the cocoa-nut crab or palm thief (Birgus latro). Notes Leyd. Mus., Vol. 23 (1902), p. 143. (Neap. Jahrb.)*
45. **Huet, L.**, *Nouvelles recherches sur les crustacés isopodes. Journ. de l'Anat. et Physiol., 1883, p. 241.*
46. **Huxley, T. H.**, *Der Krebs. Internat. Wiss. Bibl., Bd. 48 (1881), p. 313.*
47. **Hyde, J. H.**, *The nervous mechanism of the respiratory movements in Limulus polyphemus. Journ. of Morphol., Vol. 9 (1894), p. 431.*
48. — *A reflex respiratory centre. Proc. of the Amer. Physiol. Soc.; Amer. Journ. of Physiol., Vol. 15 (1905/06), p. XI.*
49. — *A reflex respiratory centre. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 16 (1906), p. 368.*
50. **Jobert**, *Recherches sur l'appareil respiratoire et le mode de respiration de certains Brachyures (crabes terrestres). Arch. d. Sc. nat. Zool., T. 4 (1876), p. 49.*
51. **Joly, N.**, *Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur l'Isaura cycladoïdes, nouv. genre de crustacés à teste bivalve, découv. à l'env. de Toulouse. Ann. d. Sc. nat. Zool., 2. Sér., T. 17 (1842), p. 317.*
52. **Kerschner, L.**, *Ueber zwei neue Notodelphyiden nebst Bemerkung über einige Organisationsverhältnisse dieser Familie. Denkschr. d. Wien. Akad., Bd. 41, 2. Abt. (1879), p. 44.*
53. **Kimus, J.**, *Sur les branchies des crustacés. Anat. Anz., Bd. 15, (1895) p. 45.*
54. **Kossmann, R.**, *Studien über die Bopyriden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 35 (1881), p. 652.*
55. **Kowalewski**, *Anatomie der Idothea entomon (russ., zit. nach Langendorff, 57).*
56. **Lang, A.**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena 1894, p. 334 etc.*
57. **Langendorff, O.**, *Studien über die Innervation der Atembewegungen. 10. Mitteil. Das Atmungszentrum von Idothea entomon. Arch. f. Physiol., 1888, p. 283.*
58. **Lereboullet**, *Note sur une respiration anale observée chez plusieurs Crustacés. L'Institut, T. 16 (1848), p. 329.*
59. — *Idem. Mémoires de la Soc. de l'Hist. nat. de Strasbourg, T. 4 (1850), p. 211.*
60. — *Mémoire sur les crustacés de la famille des Cloportides qui habitent les environs de Strasbourg. Strasbourg 1852.*
61. **Leydig, F.**, *Ueber Amphipoda und Isopoda. Ztschr. f. wiss. Zool., Suppl., Bd. 30 (1878).*
62. — *zit. nach* **Stoller, J. H.**, *On the organs of respiration of the Oniscidae. Zool., H. 25 (1899), p. 31.*
63. **List, J. H.**, *Das Genus Gastrodelphys. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 49 (1890), p. 70.*
64. **Loeb, J.**, *Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Tiere, Leipzig 1899.*
65. **Matula, J.**, *Die Regulation der Atemrhythmik bei Squilla mantis. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 144 (1912), p. 109.*
66. **Mayer, P.**, *Die Caprelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. Golf. v. Neap. u. d. angrenz. Meeresabschn., Bd. 6 (1882), p. 201.*

67. ***Miller, F. R.***, *On the rhythmical contractility of the anal musculature of the crayfish and lobster. Journ. of Physiol., Vol. 40 (1910), p. 431.*
68. ***Milne-Edwards, H.***, *Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les crustacés. Ann. de Sc. nat. Zool., (2) T. 11 (1839), p. 129.*
69. — *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris, T. 2 (1857), p. 116—143.*
70. ***Müller, F.***, *Observations sur la respiration des Ocypodiens. Ann. d. Sc. nat. Zool., (4) T. 20 (1863), p. 272.*
71. — *Ueber den Bau der Scherenasseln. Arch. f. Naturgesch., Bd. 30, I. (1864). — Für Darwin. Leipzig 1864, p. 11.*
72. ***Müller, G. W.***, *Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna u. Flora d. Golf. v. Neap. u. d. angrenz. Meeresabschn., 21. Monogr., 1894, p. 404.*
73. ***Müller, J.***, *in Frorieps Neuen Notizen, No. 611, p. 265, ref. Müll. Arch., 1845, p. 27.*
74. ***Napoli, F.***, *Sopra alcuni caratteri e sulle abit. del Birgus latro. Boll. Soc. Zool. It., Anno 13, 1904 (Bibl.).*
75. ***Ortmann, A. E.***, *Carcinologische Studien. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 10 (1898), p. 338).*
75 a. -- *Crustacea. Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs, Bd. 5, Abt. 2, 1. Hälfte (1901) (s. 36).*
76. ***Parfitt, E.***, *How long will Carcinus maenas remain alive without immersion. Zoologist, (2) Vol. 1 (1866).*
77. ***Pagenstecher, H. A.***, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin 1880.*
78. ***Pearl, R.***, *On the behavior and reactions of Limulus in early stages of its development. Journ. Comp. Neurol., Bd. 14 (1904), p. 138.*
79. ***Plateau, F.***, *Crustacés, Dictionnaire de Physiologie.*
80. ***Rathke***, *Neueste Schriften d. naturforsch. Ges. zu Danzig, Bd. 1 (1820), p. 109.*
80 a. ***v. Rees, J.***, *Over luchtademing van Carcinus maenas. Diss. Utrecht, L. C. Bosch, 1878 (nach Plateau).*
81. ***Richet, Ch.***, *De l'influence de la chaleur sur les fonctions des centres nerveux de l'écrevisse. Compt. rend. Acad. Sc., T. 88 (1879), p. 977.*
82. ***Rolland, G.***, *Sur les poissons, crabes et molluscs vivants rejetés par les puits artésiens saillissants de l'Oued Rir' (Sahara) de la prov. Constantine. Compt. rend. Acad. Sc., T. 93 (1881), p. 1090.*
83. ***Semper, C.***, *Ueber die Lunge von Birgus latro. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878), p. 282.*
84. — *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Bd. 1 (1880), p. 211.*
85. ***Shipley, A. E.***, *Introduction to Arachnida and King-crabs. Cambr. nat. Hist., Vol. 4 (1909), p. 254—279.*
86. ***v. Siebold, C. T.***, *sein Referat über Duvernoy in Müllers Arch., 1842, p. 141.*
87. ***Smith, G.***, *and* ***Weldon, W. F. R.***, *Crustacea in Cambr. nat. Hist., Vol. 4 (1909), p. 217.*
88. ***Sollas Igerna, B. J.***, *Porifera (Sponges). Cambr. nat. Hist., Vol. 1 (1906), p. 206.*
89. ***Steiner, J.***, *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. 3. Abt. Die wirbellosen Tiere. Braunschweig 1898.*
90. ***Stoller, J. H.***, *On the organs of respiration of the Oniscidae. Zoologica, Heft 25, 1899, p. 31.*
91. ***Thompson, D'Arcy, W.***, *Pycnogonida. Cambr. nat. Hist., Vol. 4 (1909), p. 501.*
92. ***Unwin, E. E.***, *The respiration of land Isopods. Rep. 87. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc., 1909, p. 636.*
93. ***Vulpian, A.***, *Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux, Paris 1866, p. 786.*
94. ***Wagner, N.***, *Appareil circulatoire des Porcelliones. Ann. d. Sc. nat., 1865.*
95. ***Ward, J.***, *Some notes on the physiology of the nervous system of the fresh-water crayfish (Astacus fluviatilis). Journ. of Physiol., Vol. 2 (1880), p. 214.*
96. ***Weismann, A.***, *Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 24 (1874), p. 349.*
97. ***Williams, T.***, *On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. Ann. and Mag. of nat. Hist., (2) Vol. 13 (1854), p. 294.*
98. ***Winterstein, H.***, *Wärmelähmung und Narkose. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 330.*
99. ***Yung, É.***, *Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les crustacés décapodes. Arch. de Zool. expér. et génér., T. 7 (1878) p. 401.*

D. Tracheaten.

Allgemeiner Teil.

Die Tracheaten werden nach dem auffälligsten Zeichen ihrer Organisation benannt, dem Besitz von charakteristischen Luftatmungsorganen, den Tracheen. Morphologisch sind die Tracheen Hauteinstülpungen; sie senken sich von der Haut, im wesentlichen ihre Struktur in den Wänden aufweisend, in das Körperinnere hinein. Die Hautmündungen nennt man Stigmata (Luftlöcher). (S. auch dies. Handb. physik.-chem. Ersch. d. Atmung.)

Die von der Epithelzellenschicht gebildete Tracheenintima ist vielfach mit spiralig fortlaufenden Chitinleisten versehen, denen man hauptsächlich die Aufgabe zuschreibt, das Lumen der Luftröhren klaffend zu erhalten; allerdings ist dies auch ohne Spiralfäden möglich, welche auch erst bei höher ausgebildeten Tracheensystemen vorkommen; außerdem verschwinden die Spiralfäden beim Uebergange in die feinen Endästchen; und unter gewissen Umständen, wenn der Gasgehalt des Tracheensystems stark vermindert wird, können die Wände sogar der größeren Tracheenstämme einsinken (s. Babák, 6).

Phylogenetisch werden die Tracheen höchst verschiedenartig aufgefaßt, so z. B. von Gegenbaur (101) als umgewandelte Hautdrüsen (s. auch Moseley bei Palmén, 240, P. Mayer u. a.); andere haben die Tracheen von hydrostatischen Organen abgeleitet, und in dieser Hinsicht hat Palmén (240) insbesondere den geschlossenen Tracheensystemen (s. weiter) vielmehr hydrostatische als respiratorische Bedeutung zugeschrieben; Sedgwick (316) führt die Tracheen auf ursprüngliche wasserleitende (ebenfalls respiratorisch tätige) Organe zurück usw.

Der Gaswechsel der Tracheen kann aber auch ohne direkte Ausmündungen zustande kommen, z. B. in dem oft hochausgebildeten Hauttracheennetze, oder allgemein bei den geschlossenen Tracheensystemen (s. weiter).

Die Tracheen sind mit ihren Stigmenursprüngen größtenteils so angeordnet, daß die meisten Körpersegmente je ein Paar davon tragen: die Onychophoren (Protracheaten) aber weisen in jedem Segmente zahlreiche, bei *Peripatus Edwardsi* völlig unregelmäßig auf der ganzen Körperoberfläche verteilte Stigmen auf. *Peripatus capensis* besitzt jederseits auf der Rücken- und Bauchseite eine doppelte Längsreihe von Stigmen, allerdings in höherer Anzahl, als diejenige der Beinpaare ist. Die Kopfregion ist fast durchwegs stigmenlos (s. aber *Scolopendrella*), die übrigen Körperabschnitte zeigen oft in verschiedener Weise entwickelte (bis rückgebildete) Stigmen; die stigmenlosen Körperbezirke beziehen ihre Tracheen von den benachbarten Körperabschnitten, welche Stigmen enthalten.

Einfache Tracheenröhrchen, in größerer Anzahl jedem Stigma entspringend, kommen bei den Onychophoren vor. Auch bei den Myriapoden, sowie bei den niedersten Insekten (Apterygoten) treten völlig isolierte Tracheenbüschel auf, doch pflegen sich die einzelnen Tracheenröhrchen zu verästeln.

Bei den höheren Tracheaten verbinden sich die Tracheen

der benachbarten Segmente miteinander, sodaß man ganz primitive Fälle bis zu den kompliziertesten Tracheensystemen auffinden kann. Die Anastomosen ermöglichen oft weitgehende Aenderungen in dem Grad der Entwicklung und sogar der Anordnung der Stigmenpaare in den einzelnen Segmenten, bis so weit, daß schließlich nur ein einziges offenes Stigmenpaar erhalten sein kann.

Durch sekundäre Verkümmerung der äußeren Tracheenmündungen sind wohl die geschlossenen Tracheensysteme zustande gekommen, wie man sie bei den Wasserinsekten, insbesondere bei den Larvenformen häufig antrifft (apneustischer Typus, Palmén).

Manche kleinere Tracheatenformen und desgleichen niedere Entwicklungsstadien von Formen, die im ausgebildeten Zustande ein wohlgeformtes Tracheensystem besitzen, haben kein luftführendes Tracheensystem, sondern die Tracheen sind mit Körperflüssigkeit gefüllt; bei manchen niedrigen Tracheatenformen fehlt das Tracheensystem überhaupt: der Gaswechsel erfolgt da hauptsächlich durch die allgemeine Körperoberfläche diffus (Acerentomiden von den Apterygoten, junge, ja sogar erwachsene Trichopterenlarven, einige Dipterenlarven, junge Larven einiger wasserlebenden Hymenopteren, einige Acarinen oder wenigstens Larven).

Außer der Atemtätigkeit durch die Tracheen muß man, insbesondere in den eben angeführten Fällen, also auch den Gaswechsel durch die äußere Körperoberfläche in Erwägung ziehen (bei mit derbem Chitinpanzer ausgestatteten Tieren wäre zu ermitteln, ob vielleicht die Kohlensäure nicht auch durch dickere Chitinschichten hindurchzugehen vermag, was bei den Wassertieren in erster Reihe von großer Bedeutung sein würde). Wo die Chitinhülle an gewissen Körperoberflächebezirken stark verdünnt ist (z. B. bei Trichopterenlarven), was besonders auch an eigenen respiratorisch tätigen Auswüchsen der Fall ist, kann der Gaswechsel leicht von statten gehen, auch ohne die Anwesenheit von Tracheen. Man findet oft in solchen lokalisierten Atemorganen eine ausgiebige Blutzirkulation und spricht von Blutkiemen oder echten, eigentlichen Kiemen, zum Unterschiede von den Tracheenkiemen (Pseudobranchien), die reichlich verzweigte feine Tracheenendigungen enthalten, denen die hauptsächlichste Gaswechseltätigkeit (durch die verdünnte Körperdecke hindurch) zukommt. Die Tracheenkiemen sowie die eigentlichen Kiemen kommen vorwiegend bei den Wasserformen vor (s. aber *Pteronarcys* und andere Perliden).

Endlich wird zuweilen auch durch die inneren Oberflächen, insbesondere den distalen Abschnitt der Verdauungsröhre, ein reger Gaswechsel verrichtet, und es können da sogar sehr komplizierte Atemeinrichtungen („innere Kiemen") entwickelt sein.

Offene Tracheensysteme.

Die ursprüngliche Anzahl der Stigmenpaare könnte man nach Berlese (20) vielleicht mit 12 angeben, von denen 3 auf den Thoraxabschnitt, 9 auf das Abdomen fallen würden. Von diesem holopneustischen Typus (Palmén, 240) sind die hemipneustischen (Palmén) oder partiell geschlossenen Systeme abzuleiten, unter denen wiederum folgende unterschieden werden können: der pro-

pneustische Typus (PALMÉN), wo nur das vordere Stigmenpaar die Ventilation besorgt (s. Dipterenpuppen u. a.); der metapneustische Typus (SCHINER, BRAUER), wo nur das hinterste Stigmenpaar offen ist (s. bei Wassercoleopterenlarven, Dipterenlarven); der amphipneustische Typus (BRAUER), wo nebst den distalen auch proximale Stigmen offen sind (gewöhnlich aber minder entwickelt, so daß Uebergänge zum metapneustischen Typus erscheinen, s. bei Dipteren); der peripneustische Typus, wo ein thorakales Stigmenpaar und viele distale verschlossen sind, usw.

Die Zahl der Stigmen überhaupt, desgleichen die Zahl der offenen, teilweise offenen und verschlossenen Stigmen ist sogar in den verschiedenen Entwicklungsstufen variabel.

Die Thorakalstigmen sind meist am Prothorax und Metathorax oder am Meso- und Metathorax, seltener nur in einem Paare vertreten. Die Abdominalstigmen sind in sehr verschiedener Zahl vorhanden, aber 9 Paare werden nicht überschritten; sie liegen meist zwischen zwei Hinterleibssegmenten und gewöhnlich auch der Rückenfläche genähert; bei den in staubiger Luft oder in der Erde sich aufhaltenden Insekten pflegen sie versteckt zu sein (in den dünnen Verbindungshäuten zwischen den Ringen bei den Käfern, wo sie außerdem von Flügeldecken überlagert werden — bei den Hymenopteren am oberen Rande der Segmente, wo sie beim fernrohrartigen Uebereinanderschieben derselben bedeckt werden, ohne daß die Luftzufuhr völlig abgeschlossen wäre).

Den Bau der Stigmen haben von den älteren Autoren insbesondere LANDOIS (173), dessen Nomenklatur noch in manchen neuesten Arbeiten beibehalten wird (obschon sie keinesfalls zutreffend ist), und KRANCHER (158) untersucht.

Nach KRANCHER lassen sich folgende Typen der Stigmen unterscheiden:

I. Stigmen ohne Lippen: a) Die einfachsten Stigmen, welche nur eine runde, elliptische etc. Oeffnung oder Spalte der Körperhaut vorstellen; ein Chitinring stützt dieselbe vor dem Zusammenfallen. Solche Luftlöcher kommen z. B. bei Wanzen vor (hier verengt sich gewöhnlich das Stigma trichterförmig, so daß die eigentliche Oeffnung sehr klein ausfällt); bei den Dipteren pflegen die Abdominalstigmen von so primitiver Form zu sein. Oft erstrecken sich steife Haare oder Borsten über die Stigmenöffnung, als Schutz gegen das Eindringen von Staub, Wasser etc. (Puliciden). Das Offenbleiben kann durch näpfchen- und spangenartige Gebilde im Innern der Stigmen gesichert werden. b) Bei Larven und Puppen der Dipteren kann das Stigma aus einer Reihe von Einzelstigmen zusammengesetzt sein, die meist von einem gemeinsamen Chitinringe umgeben sind; die röhrenförmigen Fortsätze vereinigen sich nach unten zu einer Trachee.

II. Stigmen mit Lippen: c) Die Lippen stellen einfach gebaute, spärlich behaarte Chitinwülste vor (Orthopteren). d) Die Lippen laufen meist dachförmig nach innen zu und sind mit Haaren dicht besetzt, welche oft verzweigt und mit ihren Verzweigungen verfilzt oder sogar verwachsen sind, so daß gleichsam ein Sieb zustande kommt (Coleopteren, Lepidopteren). e) Das fast runde Stigma erweist sich bei näherer Betrachtung aus einem sehr breiten Rande und einem konzentrischen Mittelstück zusammengesetzt, welches an der einen Seite nach dem Zentrum vorspringt (Lamellicornierlarven).

Es wäre verdienstvoll, die Einteilung der Stigmen auf Grund der heutigen morphologischen Kenntnisse durchzuführen.

Der Bau der Stigmen selbst, sowie auch der mit ihnen in Verbindung stehenden „Epiglottis“- (der älteren Autoren) oder „Ver-

schlußapparate" — über die weiter ausführlich berichtet wird — ist wohl je nach den verschiedenen Lebensverhältnissen höchst verschieden und ändert sich auch in Anpassung an dieselben während der fortschreitenden Entwicklung oft sehr bedeutend (s. z. B. die Mückenlarven). Innerhalb einer und derselben Tracheatenabteilung finden wir äußerst verschiedene Stigmentypen vor, so z. B. bei den Dipterenlarven Stigmen mit glattem oder behaartem Rande, mit einer Siebplatte über der Oeffnung, doppelte Stigmen, Stigmen mit unverzweigter oder verzweigter „Filzkammer" etc. (de Meijere, 201).

Speziell ausgebildete Stigmenverschlüsse, kombiniert mit verschiedenen anderen Vorrichtungen, weisen viele Wasserinsekten auf, besonders die im Wasser lebenden Larven. In dieser Hinsicht verweisen wir auf die diesbezüglichen Kapitel.

Auch die parasitisch lebenden Tracheaten zeichnen sich durch spezielle Einrichtungen aus, wie im speziellen Teile an geeigneten Stellen bemerkt wird.

Während viele Käferlarven völlig offene Stigmen aufweisen (z. B. die holopneustischen Lycidenlarven, Drilidenlarven usw., Haase), sind dieselben bei den „Engerlingen" (Lamellicornierlarven) verschlossen (nach einigen Autoren sogar vollständig verschlossen).

Stigmenapparate (Epiglottis, „Verschlussmechanismen").

An den Stigmen sind bald einfache, bald sehr komplizierte Mechanismen angebracht, die 1762 Lyonet (188) und Straus-Durckheim (331) Epiglottis genannt hatten und welche man seit Landois' (160) Untersuchungen insgesamt als „Verschlußmechanismen" beschreibt, obschon über ihre Tätigkeit (und vielfach auch Bedeutung) unklare und widersprechende Ansichten herrschen, die selbst durch die Nachforschungen der neueren Zeit bei weitem nicht geklärt und gesichtet sind. Dies läßt sich allerdings durch die Schwierigkeit der unmittelbaren und besonders experimentellen Untersuchung dieser oft winzigen Gebilde begreifen; die überwiegende Mehrzahl der morphologischen Arbeiten über dieselben ist außerdem am toten und sogar weitgehend veränderten Material durchgeführt worden, so daß z. B. die Schlüsse über die Tätigkeit der muskulösen Teile dieser Apparate größtenteils hypothetisch sind, da die direkte Verfolgung des Schließungs- und Oeffnungsmechanismus auf große Hindernisse zu stoßen pflegt.

Réaumur [1734] (267, p. 141) faßt die Stigmen der Raupen als Apparate auf, die nach Art der Iris durch kontraktile Gebilde ihre Spalten erweitern, frische Luft einlassen und sich wieder verengern (ohne sich völlig zu schließen) und so die Beförderung der Luft zu den von ihm angenommenen Exspirationsöffnungen des Tracheensystems ermöglichen.

Lyonet (188) hat versucht, die Luftströmung an den von Swammerdam u. a. entdeckten Stigmen sicherzustellen, indem er Seifenwasser auf die Luftlöcher der Insektenlarven brachte; aber die erwartete Bläschenbildung ist nicht erfolgt; er nahm an, daß die Larve (*Cossus ligniperda*) die Luftlöcher aktiv öffnet, während ihr Verschluß durch Elastizität erfolgt. Nachher haben Moldenhawer (213) und Treviranus (334) Oelbestreichungen der Stigmen vorgenommen. Während Moldenhawer negative Resultate erhielt, berichtet Treviranus, daß die Insekten nach Verklebung aller Stigmen früher oder später zugrunde gehen, die Raupen nach mehreren Stunden,

Kerfe früher, eine Wespe schon nach einigen Minuten; s. auch im Kapitel Ventilation offener Tracheensysteme. Rengger (277) gibt an, daß besonders an Raupen, welche unter Wasser gehalten werden, die Stigmenöffnungen verschlossen werden. Straus-Durckheim läßt den Verschluß durch Muskeltätigkeit zustande kommen; sehr wichtig ist seine Angabe, daß die Vorrichtung aus einem weichen Teile besteht, welcher gegen den stark chitinisierten angedrückt wird, wodurch das Lumen der Luftröhre bis zum Verschlusse verringert wird. Ganz allgemein berichtet Burmeister (36) über „die muskulösen Vorrichtungen, welche den Eingang (der Stigmen) öffnen und verschließen nach Willkür des Tieres", aber im speziellen scheint er über den Mechanismus dieser Tätigkeiten nicht orientiert zu sein. Newport (227) schildert den komplizierten Muskelapparat der Stigmen von *Sphinx*-Larven folgendermaßen: Die ovalen Stigmen fungieren nach Art der Iris der Katzenraubtiere; der Musc. retractor valvulae öffnet das Spiraculum ähnlich wie der M. levator palpebrae; ein M. retractor spiraculi soll bei starker Exspiration das Spiraculum nach innen und unten ziehen, und dadurch wird, wenn sich zugleich die zirkulären Muskeln des Stigmas verkürzen, der Verschluß bewirkt. — Bei der Beschreibung von *Pteronarcys regalis* bildet Newport (229) das prothorakale Stigma ab, offen, partiell und lokal verschlossen, und glaubt, daß es sich um die Tätigkeit von „circular fibres in the tegument, very similar to those of the orbicular muscle of the eye in Vertebrata" handelt.

Ueber die lippenartigen Verschlußmechanismen der Stigmen schreiben Kirby und Spence (152) sowie Bergmann-Leuckart (17); in der letzteren Schrift werden aber als häufigere „regulatorische Apparate" diejenigen angeführt, welche als „ein zierlicher Muskelapparat am Anfangsteil der Trachee entwickelt" sind: der Muskel „setzt sich an eingelagerte Hornstückchen fest und kann die Kommunikation mit den Luftlöchern unterbrechen".

L. Landois (174) hat bei den Pediculinen den Verschlußapparat in der Nähe der Stigmen beschrieben: mit Hilfe eines kleinen Muskels wird ein Chitinstäbchen an die nachgiebige Trachee angedrängt, wodurch diese verschlossen wird; die Oeffnung kommt durch elastische Kräfte zustande. Nachher wies H. Landois (169) den Stigmenverschluß bei den Lepidopteren nach, mit Thelen hat er *Tenebrio* untersucht (171) und die hier vorkommenden einfacheren Verhältnisse mit denjenigen bei Lepidopteren in Beziehung gebracht. Im Zustande der Ruhe soll der Verschlußapparat, welcher am Ende des vom Stigma zur eigentlichen Trachee führenden Röhrchens angebracht ist, stets geöffnet sein, durch die elastische Spannung der Chitingebilde; bei der Kontraktion des Verschlußmuskels werden mittels einer Hebelvorrichtung die Seitenwände des Verschlußringes einander genähert. Die Autoren haben mehrere Larven in reinen Sauerstoff versetzt („wo sie munter weiter lebten"), ja selbst in einem Behälter mit lebhafter Ozonentwicklung sind sie 8 Tage am Leben geblieben, was die Autoren durch prompte Tätigkeit des Verschlußapparates erklärt wissen wollen.

Die verschiedenartigen Formen der Tracheenverschlußapparate, welche seit L. und H. Landois' Untersuchungen in überwältigender Fülle beschrieben worden sind, lassen sich im Grunde als Modifikationen der Tracheenspiralfaser (Krancher, 158) oder auch als chitinisierte

Partien (Falten, Leisten etc., ALT, 1) der Stigmengrube auffassen. Bei den primitivsten Verschlußapparaten (der Dipterenlarven, Mehlwürmer) ist das an das Stigma grenzende Tracheenende gleichsam. von einem aus zahlreichen Chitinschichten bestehenden Ringe umgeben, der einer verdickten Spiralfaser sehr ähnlich ist. Auch die komplizierten Apparate lassen eine solche Beschaffenheit oft deutlich erkennen, obwohl sie sich durch weitere Differenzierungen (Verdickung, Verdünnung etc.) auf den ersten Blick weitgehend von dem ursprünglichen Ringgebilde entfernt haben.

LANDOIS hat die einzelnen Teile von höher entwickelten Stigmenapparaten, die er zuerst untersuchte, mit Namen belegt, welche, wenn auch vielleicht für die diesbezüglichen Objekte zutreffend, allgemein kaum geeignet sind; man hat sich in der Folge gezwungen gesehen, behufs Einigung die LANDOISsche Nomenklatur für analoge Teile von verschiedenen weit abweichend gebauten Einrichtungen zu verwenden. Wir müssen also zunächst die wichtigsten LANDOISschen Termini anführen, die für den von ihm beschriebenen typischen Verschlußmechanismus gelten.

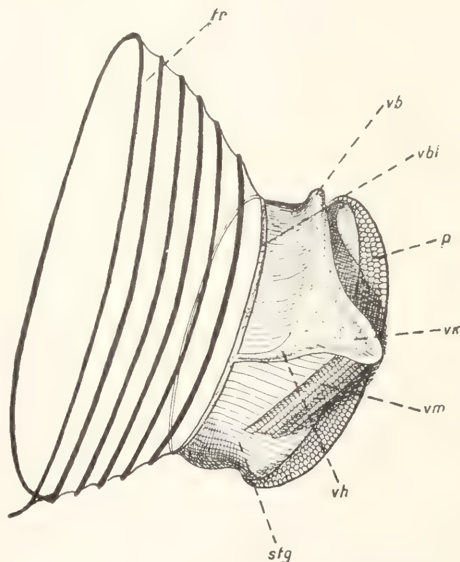


Fig. 10. Schematische Darstellung des Stigmenapparates eines abdominalen Typus von Dytiscus marginalis (nach ALT, 1a). *tr* Trachee, *vk* Verschlußkegel, *vh* Verschlußhebel, *vbl* Verschlußbügel, *vb* Verschlußband. *vm* Verschlußmuskel, *stg* Stigmengrube, *p* Peritrem.

Der „Verschlußbügel“, meistens von halbmondförmiger Gestalt, umspannt das Tracheenrohr zur Hälfte, während die andere von einem dünnhäutigen „Verschlußbande“ umfaßt wird; das letztere wird auf die mannigfaltigste Art durch besondere mechanische Vorrichtungen (einen einfachen Chitinstab, einen rechtwinklig gebogenen Hebel oder Kegel usw.) gegen den Verschlußbügel hin gedrückt: man nennt dieselben „Verschlußhebel“ oder „Verschlußkegel“. Die Tätigkeit dieses Mechanismus erklärt LANDOIS auf folgende Weise: Die genannten festen Chitinteile sind miteinander so verbunden, daß im Zustande der Ruhe das von dem Apparate umschlossene Tracheenrohr offen bleibt; die Schließung des Lumens wird durch Kontraktion eines einzigen quergestreiften Muskels vollbracht, welcher zwischen dem Kopfe des Verschlußkegels (oder dem Ende des Verschlußhebels) zum Verschlußbügel verläuft oder auch in der Hypodermis nahe dem Stigmenrande angeheftet ist. Wo zwei Kegel mit ihrer breiteren Basis auf dem Verschlußbande stehen und dasselbe gegen den Bügel drücken, soll der Muskel regelmäßig zwischen den beiden Kegelspitzen ver-

laufen; bei seiner Zusammenziehung drücken die Kegel mit ihren basalen Enden auf die dünnhäutige Ringhälfte und durch Annäherung der letzteren an den Bügel wird das Tracheenrohr verschlossen. Läßt die Kontraktion des Muskels nach, so springt der Verschlußapparat durch seine federnde Elastizität wieder auseinander; besondere Oeffnungsmuskeln sollen nicht vorkommen.

Was die Bewegungskräfte der Stigmenapparate betrifft, so finden wir aber schon bei Graber (109), der Cicaden und Gryllodeen untersuchte, Angaben, daß hier noch zwei andere, vermeintlich antagonistisch wirkende Muskeln — Stigmenöffner — vorkommen sollen (s. weiter).

Landois (170, p. 191) bespricht auch die Innervationsverhältnisse der Verschlußapparate; dieselben sollen ziemlich kompliziert sein, indem zweierlei Nerven in ein in der Nähe des Stigma gelegenes Ganglion übergehen, aus welchem erst die Nervenfasern zum Verschlußmuskel verlaufen.

Krancher (158) schließt sich in wesentlichen Zügen den von Landois geäußerten Anschauungen an. Von den Archipteren erwähnt er aber bei den mesothorakalen Stigmen der Libellen zwei Muskeln, von denen der eine das in die Trachee eingelagerte Chitinstreifchen straff ziehen, der andere ein klappenartiges Gebilde diesem Chitinstreifchen nähern soll, wodurch bei gleichzeitiger Kontraktion die Trachee verschlossen wird (die abdominalen Verschlußapparate erinnern an Coleopteren). Bei den Orthopteren sind die Quetschapparate gewöhnlich mit den Stigmen verwachsen und lassen sich als Pinzetteneinrichtungen charakterisieren; nach innen von den aufgeworfenen Chitinrändern des oft spaltenförmig in die Länge ausgezogenen Stigma sieht man gewöhnlich zwei Klappen, welche durch die Kontraktion eines zwischen denselben angebrachten Muskels einander genähert werden. Bei den Neuropteren werden die Tracheen von zwei Chitinlamellen eingequetscht (der Muskel entspringt der Hypodermis). Bei den Coleopteren werden an den Verschlußapparaten entweder die oben erwähnten Chitingebilde in typischer Entwicklung vorgefunden (Typus 1: Verschluß durch einen einfachen Hebel, Typus 2: Verschluß durch einen Doppelhebel) oder wird ein ringförmiges Chitinstreifchen an ein konzentrisches Mittelstück angezogen (Typus 3); die spezielle Ausgestaltung der Verschlüsse ist ungemein verschiedenartig; gut fliegende Arten sollen regelmäßig durch hochentwickelte Quetschapparate ausgezeichnet sein. Bei den Hymenopteren kommen zwei mit einem Muskel verbundene Hebel vor. Von den Rhynchoten sah der Autor bei *Pediculus capitis* gar keinen Muskel bei dem Verschlußapparate; er glaubt, der Verschluß komme durch Einknickung der verengten Trachee bei gewissen Körperstellungen zustande. Bei den Dipteren liegt der Verschlußmechanismus verhältnismäßig weit von den Stigmen entfernt, wo die Tracheen sich stark verengen; bei den Musciden sind vollständige Chitinringe vorhanden (Larven) mit zwei gegenüberliegenden Einbiegungen, welche gleichsam als Scharniergelenke funktionieren; bei der Muskelkontraktion wird ein Vorschlagen der einen Hälfte des Ringes nach der anderen zu bewirkt (nach Art der Fuchsfallen); bei den Oestridenlarven sollen Verschlußapparate überhaupt nicht entwickelt sein (wahrscheinlich sind sie durch bewegliche Hautfalten ersetzt). Von den Aphanipteren ist bei *Pulex irritans* der Quetschapparat in Gestalt einer Quetschpinzette ausgebildet (zwei kleine Hebel scharnierartig ineinander eingelenkt, der Muskel verläuft in dem Winkel zwischen beiden).

Die Raupen von *Cossus* und *Bombyx* (Lepidopteren) sollen im Gegensatze zu den anderen Insekten zwei antagonistisch

tätige Muskeln aufweisen: der eine längere, welchen auch LANDOIS beschrieben hat, verläuft von der Hypodermis des Segmentes zum Verschlußhebel; dieser wirkt nach KRANCHER aber als Oeffner; der andere, Schließer, ist zwischen dem Hebelarm und dem unteren Teile des Verschlußbügels ausgespannt und bewirkt Annäherung des Hebels und Bändchens an den Bügel; bei der Puppe und der Imago aber kommt nur der Schließer vor.

Bei *Pyrophorus* sollen nach HEINEMANN (133) an den distalen Abdominalstigmen nur Schließer, am ersten aber auch Oeffnungsmuskeln sich befinden. Der Autor findet überhaupt komplizierte Muskeleinrichtungen an den Stigmen vor.

Gegenüber KRANCHERS Auffassung des Verschlußapparates hauptsächlich als Quetschpinzette sieht später VERSON (345) bei *Bombyx mori* hinter dem Filznetze des Stigmas zwei klappenartige Verlängerungen des Hypoderma von den Seiten bis zur Mittellinie der ovalen Spalte sich erstrecken (bis zur Berührung und teilweisen Verschmelzung); der sogenannte Verschlußhebel und das sogenannte Verschlußband erscheinen als integrierende (senkrecht gerichtete) Bestandteile der Klappen selbst; der sogenannte Verschlußbügel ist so gelagert, daß er im günstigsten Falle vor der Tracheenerweiterung nur ein wandständiges Stück abschnüren könnte, was somit für die Luftzufuhr ganz ohne Einfluß bleiben müßte; VERSON erklärt seine Tätigkeit auf die Weise, daß er vermittels seiner federnden Kurve die freien verdickten Ränder der Klappen (d. h. den Verschlußhebel und das Verschlußband) in Spannung und hiermit geschlossen erhält. Der sogenannte Verschlußmuskel, welcher am horizontalen Hebelarm angreift, würde nach VERSON die mit demselben zusammenhängende Klappe nach innen ziehen, wodurch das in der Ruhe geschlossene Stigma eröffnet wird; gleichzeitig „sollen die Inspirationsbewegungen durch die Tracheenerweiterung selbst sekundiert“ werden, deren Wände durch einen besonderen, bisher der Beobachtung entgangenen Muskel ausgedehnt und gespannt würden (s. auch p. 385 SHARP).

Auch MEINERT (204) und wiederholt SÖRENSEN (318a) haben eine Reihe von Angaben und Ansichten KRANCHERS bekämpft. SÖRENSEN im besonderen findet bei den Larven von Lepidopteren, Buprestiden, Cerambyciden, sowie bei der Imago von *Dorcus, Xylophagus* einen oder zwei Oeffner an den Stigmen angebracht; bei *Scolopendra* soll das Schließen durch die Elastizität des Peritrems zustande kommen, aber das Oeffnen aktiv sein. Die bei *Melolontha*-Larven an Abdominalstigmen beschriebene Epiglottis soll gar nicht existieren etc.

Ohne die früheren Arbeiten anzuführen hat CARLET (42, 43) bei den Hymenopteren eigentümlich fungierende Verschlußeinrichtungen beschrieben; das Schließen läßt er durch aktive Muskeltätigkeit erfolgen.

Ueber die Muskeln der Stigmenapparate hat sich allmählich eine ganze Literatur gebildet, ohne daß bisher die Verhältnisse klar sind. TICHOMIROFF (333) hat die Tätigkeit der Stigmenmechanismen bei der Seidenraupe sowohl von KRANCHER als auch von VERSON abweichend aufgefaßt. Durch die Kontraktion eines an den horizontalen Teil des „Hebels“ sich anheftenden Muskels (senkrecht zur Trommelwand) soll die hintere Wand der Trommel, die sich hinter dem Stigma befindet, nach innen hineingedrückt werden (die Trommel ist ein sehr

schief abgeschnittener Conus, dessen Grundfläche den sogenannten „Verschlußbügel" und das „Verschlußband" bildet). Auch Petris (243) Arbeit ist mir nur aus dem Referate bekannt: der Autor läßt den Winkelhebel des Stigmenapparates von einem Extensor und einem Flexor bewegt werden, wodurch das Stigma geöffnet oder verschlossen werden soll; außerdem kann ein dritter Muskel das Vestibulum (die Tracheenkammer) zusammendrücken. Der Flexor ist quergestreift; der „glatten" Struktur des Extensors soll entsprechen, daß das Stigma in der Norm offen zu sein pflegt. — Bei den abdominalen Stigmenapparaten einiger Coleopteren hat Meinert (206) Verschlußapparate beschrieben, die mit 2 Oeffnern und 1—2 Schließern versehen sind (mit dem zugehörenden Ganglion und Nerven). Die Arbeit von Diacenko (62) erwähne ich nur, ohne über ihren Inhalt orientiert zu sein. — Bei Hymenopteren hat Janet (141d) Antagonisten der Schließer an den abdominalen Stigmen der Ameisen-

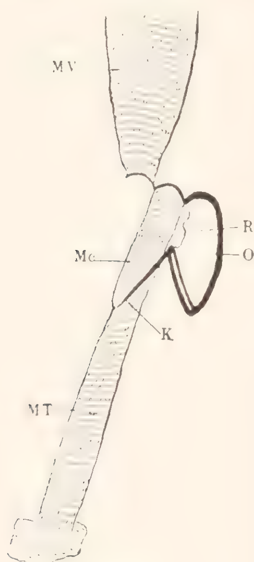


Fig. 11.



Fig. 12

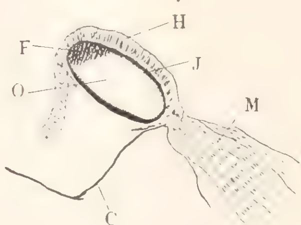


Fig. 13.

Fig. 11. Die Muskelteile des Verschlußapparates der Stigmen von der Larve *Cossus cossus* L. (nach Solowiow, 316). *Mc* musc. constrictor, *MT* musc. tendinosus, *K* Verschlußhebel, *O* Oeffnung des Atemloches, *R* Reste der Haut, welche das chitinige Gerippe des Verschlußapparates mit dem äußeren Ringe bildet.

Fig. 12. Querschnitt eines Stigmas der Larve von *Cossus cossus* L. (schematisiert, nach Solowiow, 316). *MV* musculus Versoni.

Fig. 13. Längsschnitt durch ein Stigma von der Larve *Cossus cossus* L. (nach Solowiow, 316). *M* musc. subcutaneus, *H* Hypodermis, *F* Haarfilter, *O* Oeffnung, *J* chitinige Haare des Infundibulums, *C* Haut.

arbeiterinnen beschrieben (die thorakalen besitzen nur den Schließer). Man würde wohl in der außerordentlich zersplitterten entomologischen Literatur eine Menge von Daten auffinden, aber, soviel ich weiß, besteht keine kritische systematische Bearbeitung des so wichtigen Gegenstandes.

Von den neueren Arbeiten über die Verschlußmechanismen der Tracheen führen wir Solowiow (316, 318), Alt (1, 1a, 1b) und

Böving (29) an, nach denen dieselben noch komplizierter und funktionell differenzierter sind, als es den früheren Angaben gemäß der Fall wäre. Solowiow (316) hat besonders Larven von *Cossus cossus* (und *Malacosoma neustria*) untersucht, sowohl an Flächenpräparaten als auch an Mikrotomschnitten. Es soll da der halbsehnige Musc. tendinosus (Fig. 11) die Atemspalte aufschließen und offenhalten, dagegen der M. constrictor als eigentlicher Schließungsmuskel tätig sein; außerdem aber erhält ein dritter Muskel (analog dem von Verson bei *Bombyx* beschriebenen, demzufolge M. Versoni genannt) das Chitinskelett des Verschlußapparates in der Ruhe in einer bestimmten Lage, bei der Verkürzung soll er durch In-die-Länge-Ziehen der Stigmenspaltenwände das Verschließen des Luftloches fördern (Fig. 13). Außerdem aber glaubt Solowiow, daß sich an dem Stigmenverschluß noch einige querüberliegende Muskeln des betreffenden Segmentes beteiligen (deren Differenzierungen vielleicht auch die eigentlichen Muskeln des Verschlußapparates sind). Auch bei *Astynomus aedilis* erwähnt er die Existenz eines Oeffnungsmuskels, während bei der Larve von *Cimbex variabilis* die Oeffnung durch die Spannkraft des chitinigen Ringes, welcher in das Stigma selbst verlegt ist, bewirkt wird.

Solowiows vorläufige Mitteilung über den Stigmenapparat von *Dytiscus* ergänzt Alt zum folgenden Bilde. Das etwas über die äußere Stigmenöffnung überhängende Peritrem, an dessen innerem Rande

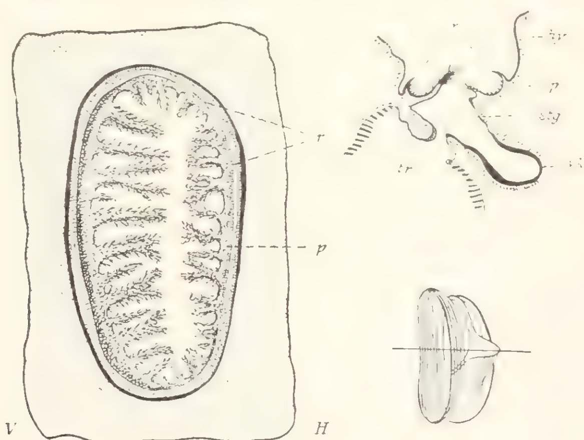


Fig. 14. Abdominales Stigma von *Dytiscus marginalis* (nach Alt, 1). Links von oben gesehen (*V* vordere, *H* hintere Seite des Stigmas, *p* Peritrem, *r* überhängender Rand des letzteren), rechts oben ein in der Richtung — die rechts unten schematisch angegeben ist — geführter Schnitt durch das abdominale Stigma (*p* und *r* wie früher, *vk* Verschlußkegel, *stg* Stigmengrube, *tr* Trachee, *hy* Hypodermis).

ein feiner Reusenapparat aus einfachen und verzweigten Haargebilden entwickelt ist (die wiederum mit feinen Haaren büschelförmig bedeckt sind), setzt sich als Stigmengrube in das Körperinnere fort (Fig. 14); der Verschlußkegel erscheint als eine stark chitinisierte Falte derselben und geht in eine ebenfalls stark chitinisierte Leiste, den Verschlußhebel, über; dieser greift wiederum in der Mitte des Verschlußbügels an, einer Leiste, welche, unmittelbar am Eingange zur Trachee ge-

legen, die Tracheenmündung zur Hälfte umspannt. Das Verschlußband, eine anderseitige Fortsetzung des Verschlußkegels, stellt eine elastische Gegenkraft zum Verschlußmuskel dar, welcher zwischen dem spitzen freien Ende des Verschlußkegels und der Stigmengrube verläuft (Kranchers Angabe über den Ansatz des Muskels an der „Trachee" ist ganz unrichtig). Bei seiner Kontraktion wird der Verschlußkegel der Stigmengrube genähert, der Verschlußhebel drückt den Verschlußbügel vor sich her nach der gegenüberliegenden Wand der Stigmengrube und der Spalt am Grunde der Trachee wird verschlossen.

Die wahrscheinlichen mechanischen Vorgänge bei der Stigmenverschließung (Abdominaltypus) illustriert Alt (1 a) auf Grund seiner morphologischen Studien durch das schematische Bild Fig. 18. Der Kontraktion des Verschlußmuskels (*vm*) entspricht die durch den Pfeil an dem freien Ende des Muskels angedeutete Bewegungsrichtung, welche mitzumachen der Verschlußkegel (*vk*) gezwungen ist: der letztere ist aber durch das Verschlußband (*vb*) — das sich eine Strecke weit um die Stigmengrube schlingt — in seiner Beweglichkeit be-

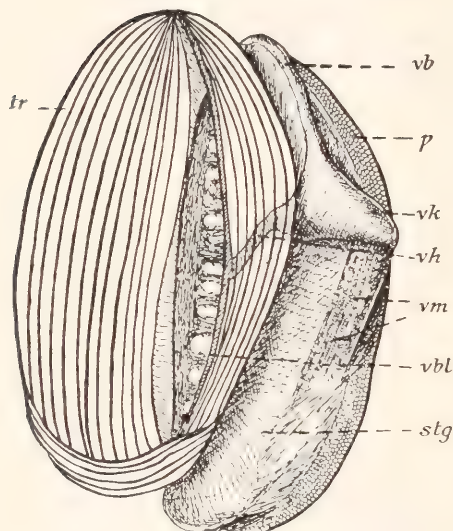


Fig. 15.

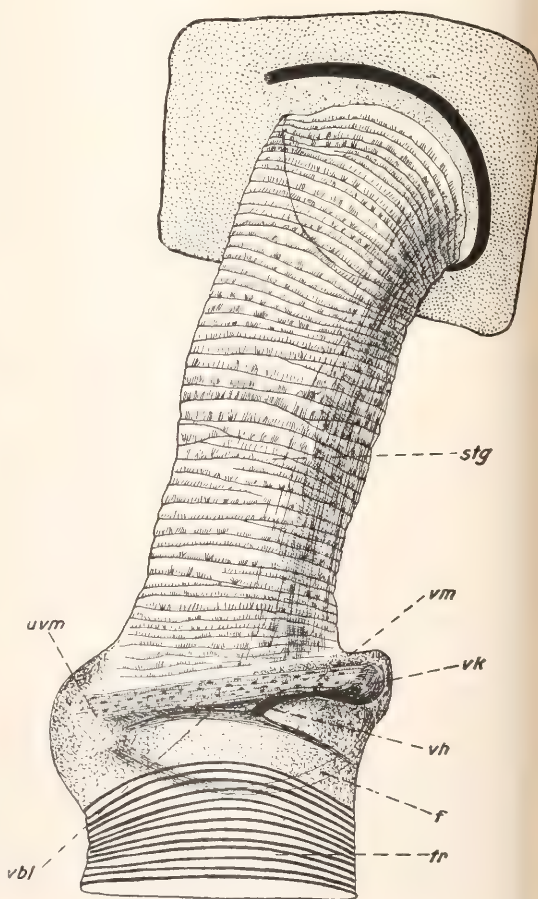


Fig. 16.

Fig. 15. Verschlußapparat eines abdominalen Stigmas von *Dytiscus marginalis* (nach Alt, 1). *p* Peritrem, *vk* Verschlußkegel, *vh* Verschlußhebel, *vbl* Verschlußbügel, *vm* Verschlußmuskel, *vb* Verschlußband, *stg* Wandung der Stigmengrube, *tr* Trachee.

Fig. 16. Larvenstigma von *Dytiscus marginalis* mit vollständigem Verschlußapparat (nach Alt, 1b). *stg* Stigmengrube, *vk* Verschlußkegel, *vh* Verschlußhebel, *vbl* Verschlußbügel, *f* Falte, welche in der Stigmengrube dem Verschlußbügel gegenüber sich erhebt, *vm* Verschlußmuskel, *uvm* sein Ursprung an einer chitinisierten knopfartigen Erhebung, *tr* Trachee (s. Fig. 17).

schränkt; nach dem Autor ist das Verschlußband elastisch: da es mit einem Ende (*fp*) mit der Stigmengrube verwachsen ist, wird dem Verschlußkegel nur eine drehende Bewegung erlaubt, die durch den Pfeil an seiner Spitze bezeichnet ist. Es erfolgt eine durch gestrichelte Konturen gezeichnete Verschiebung des Verschlußkegels, Verschlußhebels und Verschlußbügels (fast vertikal gerichtet zu der Kontraktionsrichtung des Verschlußmuskels). Aehnlich bildet er dann auch die Wirkungsweise des Verschlußmuskels am ersten thorakalen Stigma ab, welches eine weit größere Stigmengrube besitzt als die abdominalen Luftlöcher. Bezüglich der morphologischen Einzelheiten verweisen wir auf das Original. — Es wird also durch den Mechanismus der Eingang zur Trachee zugequetscht. Der Autor meint, daß die

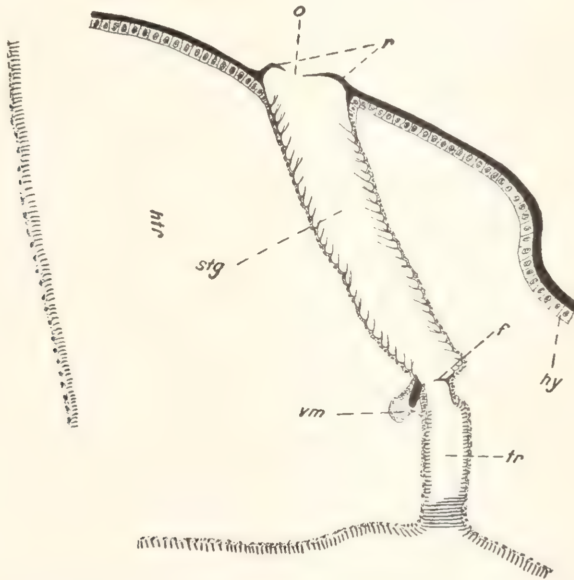


Fig. 17. Längsschnitt durch das Stigma der Larve von *Dytiscus marginalis* (nach Alt, 1b). *O* Oeffnung des Stigmas, *r* Chitinring desselben, *stg* Stigmengrube, *tr* Trachee, *vm* Verschlußmuskel, *f* Falte der Stigmengrube, *hy* Hypodermis (s. Fig. 16).

Kontraktion des Muskels keine allzu große zu sein braucht, um diesen Erfolg zu erreichen, da die gegenüberliegende Wand der Stigmengrube faltenartig vorgewölbt ist; auf sich allein angewiesen, würde die immer nur ein geringes Maß aufweisende Kontraktion des Verschlußmuskels gar nicht ausreichen, um den Verschluß zu erzielen.

Im Gegensatze zu dem Quetschmechanismus der angeführten Stigmen besitzt das zweite thorakale Stigmenpaar einen Lippenverschluß (Fig. 19), nach Art des für die Thorakalstigmen von *Musca domestica* von Krancher beschriebenen Typus. Der Verschlußmuskel (*vm*) liegt in der unteren stärker chitinisierten Kappe des ovalen Stigmas und heftet sich an der zarten hufeisenförmigen Spange (*sp*), die beiden Lippen aufliegt, an; durch Kontraktion des Muskels wird die Spange nach unten gezogen, und die Lippen des Stigmas sind gezwungen, diese Bewegung mitzumachen, wodurch der

Spalt zwischen ihnen geschlossen wird. — Ueber den Verschlußmechanismus der distalen Larvenstigmen s. den speziellen Teil.

Wir machen darauf aufmerksam, daß ALT auf den thorakalen Stigmen verteilte Sinnesorgane beschrieben hat (Fig. 19), welche er wegen ihrer Aehnlichkeit mit den von NAGEL an den Tastern von *Dytiscus* abgebildeten Organen als Geruchsorgane zu deuten geneigt ist. Wahrscheinlich handelt es sich um den r e z e p t o r i s c h e n A n t e i l e i n e s r e f l e k t o r i s c h e n R e g u l a t i o n s m e c h a n i s m u s der Stigmen; es hat schon z. B. PETRI (243) neben jedem Stigma ein aëroskopisches Haar abgebildet. Ueber das Zustandekommen der Stigmenverschlußreflexe habe ich keine direkten Beobachtungen auffinden können (daß z. B. das Wasser diesen Verschluß nicht hervorbringt, davon zeugen die an anderen Stellen dieses Berichtes angeführten Tatsachen).

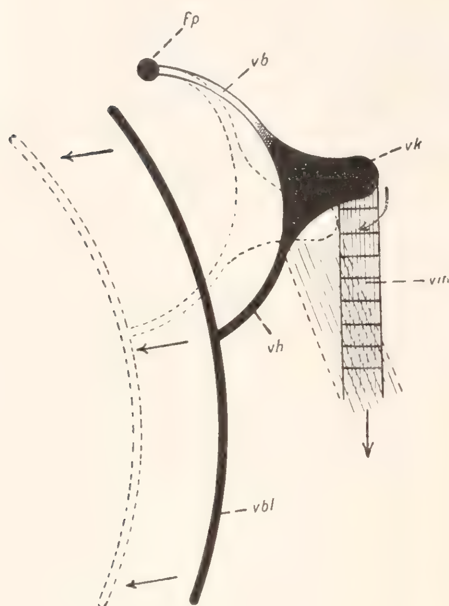


Fig. 18.

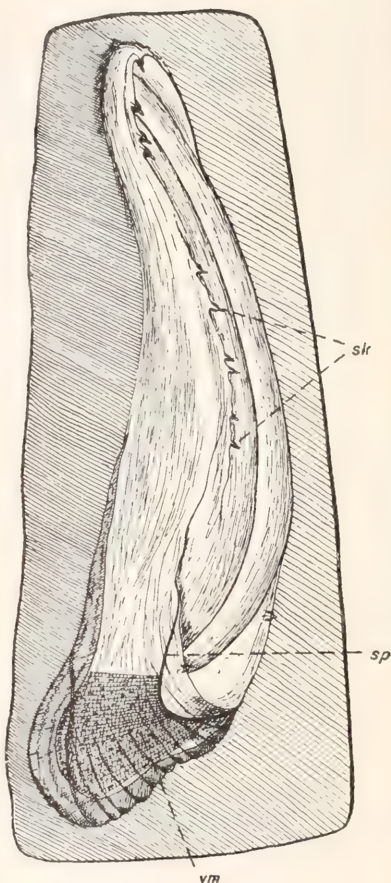


Fig. 19.

Fig. 18. Schema zur Erläuterung der mechanischen Vorgänge bei der Kontraktion des Verschlußmuskels bei dem Stigmenapparate des abdominalen Typus von *Dytiscus marginalis*, nach ALT, 1a). S. den Text.

Fig. 19. Das zweite thorakale Stigma von *Dytiscus marginalis* in seitlicher Ansicht (nach ALT, 1a). *sp* hufeisenförmige Spange, *vm* Verschlußmuskel, *sk* Sinneskegel.

Ueber die Stigmen der Raupe von *Malacosoma neustria* hat weiter SOLOWIOW (318) angegeben, daß hier bei den Prothorakalstigmen ein weiterer O e f f n e r (M. transversus superior) besteht, der zusammen

mit dem unteren das Stigma im offenen Zustande erhalten soll. Bei den Raupen von *Sphinx* hat er einen unteren queren Stigmenmuskel analog beschrieben. Bei *Dytiscus* hebt der Autor gewisse Muskelzüge der Abdominalstigmen als dem M. transversus superior et inferior der Raupen analog hervor. Im ganzen glaubt er den allgemeinen Schluß ziehen zu können, daß die quer und schräg verlaufenden Stigmenmuskeln sich aus den längsgerichteten entwickelt haben, und daß die bei den Lepidopteren und Coleopteren vorkommenden, als Musculus constrictor bezeichneten Muskelzüge sich aus denselben herausdifferenziert hatten. — Der Verschlußapparat von *Cimbex* wird ebenfalls eingehend geschildert.

Böving (29) beschreibt den Verschlußapparat der Larve von *Hister unicolor* mit einem starken Schließer und Oeffner, widmet aber seine Aufmerksamkeit insbesondere den Stigmen der Donaciinen (s. den speziellen Teil), wobei er jedoch die wesentliche Uebereinstimmung der



Fig. 20. Schnitt durch den Verschlußapparat des abdominalen Respirationsanhanges einer Donacialarve (mit Osmium behandelt, nach Böving, 29). In der Mitte links a^1z und a^2z die zwei „Arme“ des Verschlußapparates, gz der die letzteren verbindende Verschlußmuskel, h^2z ein nach unten und h^1z ein nach oben gerichteter Muskel des Stigmenapparates, *Tvtr* die große Trachee des achten Segmentes, c^1z und c^2z die Flächen „of soft fold“, b^1z obere Fläche „of hard fold“. (Es sind noch andere Muskeln längs- und querdurchschnitten, des weiteren sieht man zwei durchschnittene Cuticulaschichten, Fettanhäufung im Bindegewebe usw.)

Stigmenvorrichtungen bei diesen voneinander entfernten Insekten hervorhebt; bei der Donacienlarve findet er zwei Oeffner (Fig. 20) (Deibel, 57, berichtet aber wiederum neben dem Schließer nur von einem Muskel, M. transversus, der von der Hypodermis der Körperhaut zum kleineren Verschlußkegel verläuft und als Oeffner fungiert). Ueber die eigen-

tümlichen Ansichten BÖVINGS über die Tätigkeit der Stigmen bei der Ventilation s. den speziellen Teil.

Kürzlich hat weiter BERLESE (20) die Tätigkeit des Verschlußapparates bei den Raupen in seinem vorzüglichen zusammenfassenden Werke folgendermaßen schematisch dargelegt (Fig. 21 u. 22). Dem „Verschlußbügel" entspricht die eine Hälfte (*a*) des Verschlußringes; der „Verschlußhebel" *b* artikuliert mit dem oberen Pole des Ringes, ist unten im Winkel gebogen in den queren Abschnitt *c*, und von seinem Winkel verläuft zum unteren Pole des Verschlußringes das „Verschlußband" *d*. Durch die Kontraktion des Muskels *f*, welcher, dem queren Hebelarme entspringend, nahe der Anheftung des „Bandes" inseriert, wird der „Hebel" und das „Band" in die Position b_1, c_1, d_1 zu der Ringhälfte a_1 hin bewegt, samt der Membran, welche zwischen dem Bande, der Ringhälfte *a* und dem Hebel ausgespannt ist (am Ende der Kontraktion ist der Muskel in f_1 eingestellt); dadurch wird die Kommunikation zwischen dem Tracheenvestibul und der Trachee verschlossen. Durch die Tätigkeit des Oeffnungsmuskels *e*, welcher zwischen der tergopleuralen Wand des Rückens und dem Ende des queren Hebelabschnittes verläuft, wird die ursprüngliche Lage *b*, *c*, *d*, *f* wieder hergestellt.

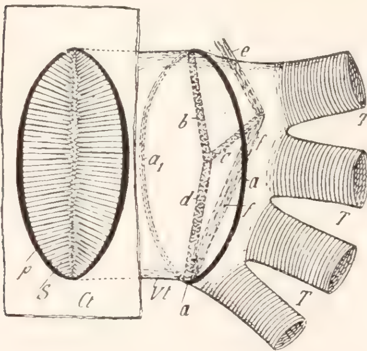


Fig. 21.

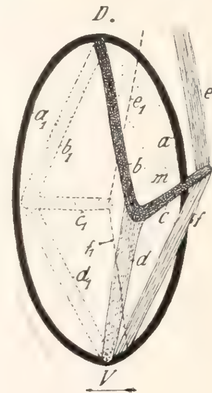


Fig. 22.

Fig. 21. Schema zur Erläuterung der Funktionsweise des Stigmenapparates der Lepidopterenlarven (nach BERLESE, 20). *S* Stigma, *Ct* Cuticula des Körpers, *Vt* Stigmengrube („il successivo atrio"), *T* Tracheen, *p* Peritrema des Stigmas, *a* der sichtbare, a_1 der andere Teil des „archetto" (s. weiter den Text und Fig. 22.)

Fig. 22. Schema zur Erläuterung der Funktionsweise des Stigmenapparates der Lepidopterenlarven (nach BERLESE, 20), s. die Fig. 21. *D* dorsal, *V* ventral (im übrigen s. den Text).

In einer älteren Arbeit von DUFOUR (69) haben wir eine Anschauung über eine Verschlußeinrichtung gefunden, welche aber vielleicht auf keiner direkten Beobachtung beruht: er gibt nämlich an, daß die „cils" der thorakalen Stigmen bei *Melophagus ovinus* bei der Inspiration oder Exspiration sich durch Kontraktion ihrer basalen Abschnitte von dem Zentrum der Stigmenöffnung entfernen, dagegen beim Verschließen außerordentlich verlängern, konvergente Richtung einnehmen und sich mit den freien Spitzen durchkreuzen: die runde, klaffende, große Oeffnung soll sich zu einer linearen engen Spalte umgestalten. Die Angabe ist um so

befremdender, als bei den Dipteren die üblichen Verschlußapparate von den eigentlichen Stigmen verhältnismäßig weit entfernt liegen.

Von großer Bedeutung für die Auffassung der Rolle der Stigmenapparate würde es sein, wenn ihre Bewegungen isoliert zustande kämen.

Für die Stigmen der Acridier (insbesondere *Mecostethus grossus*) gibt SCHWABE (304) in der Tat an, daß sie alle unabhängig voneinander und von der Respiration des Tieres einzeln beliebig geöffnet und geschlossen werden können. Dies würde für ihre Schutzrolle zeugen, aber eine nähere experimentelle Verfolgung ist unbedingt nötig. Es könnten hier sogar isolierte, von dem Zentralnervensystem weitgehend unabhängige Reflexbewegungen vorkommen (ähnlich, wie sie z. B. v. UEXKÜLL bei den Anhängen der Echiniden beschrieben hatte); denn einige Autoren haben in der Nähe der Apparate Ganglien und Rezeptoren (s. oben) geschildert.

Es verdient Beachtung, daß nach RATHKE (265a, p. 136) die über dem mittleren Beinpaare von *Acridium stridulum* liegenden Stigmen nur auszuatmen, nicht aber einzuatmen scheinen. (S. auch weiter Kapitel „Ventilation der offenen Tracheensysteme".)

Bemerkenswert ist NEWPORTS (227) Angabe über die Stigmenbewegungen bei den Puppen von *Sphinx ligustri*: es sollen da bei 60° F drei Bewegungen in einer Minute in ganz regelmäßigem Rhythmus vorkommen.

Ueber die Bedeutung des Spiralfadens und der Elastizität der Tracheenwände.

Die von SADONES geäußerte Ansicht über die Dehnbarkeit der Tracheen wird weiter erwähnt. Die Bedeutung des Spiralfadens wird sonst hauptsächlich darin gesucht, daß dadurch das Lumen der Luftröhrchen klaffend erhalten wird. Ueber unsere Beobachtungen (BABÁK, 6) an Mückenlarven, denen zufolge bei der Erstickung (auf welche Weise immer dieselbe zustande kommt) der Spiralfaden keineswegs das Einsinken der Wände der entleerten Tracheenlängsstämme verhindert, s. im speziellen Teile.

Die größeren Tracheenstämme von *Lampyris* zeichnen sich nach GERSTAECKER (102) durch frei in das Lumen derselben hineinragende Chitinborsten aus, und bei *Procrustes coriaceus* fand LEYDIG die Intima zwischen den Spiralwindungen mit kleinen, diese in einem Winkel schneidenden Chitinvorsprüngen versehen; GERSTAECKER meint, solche Strukturverhältnisse ständen offenbar mit dem Zirkulieren der atmosphärischen Luft innerhalb der Tracheen in engem Zusammenhange; schon der in das Lumen stark vorspringende Spiralfaden soll eine Art Kammerung bewirken, welche eine feinere Verteilung und ein Zurückhalten der Luft ermöglicht. Besonders an den hinter den Lungensäcken vieler Weberspinnen (*Argyroneta*, *Segestria* u. a.) entspringenden und sich an ihrem Ende büschelartig auflösenden Tracheenstämmen tritt die Intima in Form zahlreicher Querleisten in ihr Lumen vor, und diese werden dann wieder durch kleine, der Länge nach verlaufende Leisten oder Platten zu einem netz- oder gitterförmigen Gerüst miteinander in Verbindung gesetzt; bei den durch v. SIEBOLD aufgefundenen abgeplatteten Tracheen vieler Araneinen erhebt sich die Chitinhaut zu zahlreichen isolierten Vorsprüngen, desgleichen in den blattartigen Duplikaturen der Lungen usw. Auch in den Luftsäcken z. B. bei *Geotrupes* (LEYDIG), *Apis* usw. werden zuweilen netzartig vorspringende Gebilde als Fortsetzungen des Spiralfadens gefunden.

COMPARETTI (51) soll nach TREVIRANUS an lebenden Heuschrecken sich überzeugt haben, daß der Spiralfaden bei der Inspiration durch die einströmende Luft über den gewöhnlichen Umfang erweitert wird (wie durch die Kontraktion des Hinterleibes verengt).

Ueber die Fähigkeit der von außen komprimierten weiten Tracheenstämme, sich wieder auszudehnen, s. weiter bei WILLIAMS und RATHKE (folgender Abschnitt). Der letztere Autor berichtet, daß viele Tracheen einen hohen Grad von Elastizität besitzen und, wenn sie zusammengedrückt worden waren, selbst nach dem Tode des Insektes ihr Lumen wiederherstellen (124). Diesem Umstande schreibt er einen wesentlichen Anteil bei der Inspiration zu.

Ueber die bedeutende Verengerung der Tracheen an den Stellen, wo sie Gelenke passieren, siehe z. B. bei ALT (1 a); s. auch bei *Ptychoptera*-Larve (Dipteren).

Ventilation der offenen Tracheensysteme.

Bei den geöffneten Tracheensystemen kommuniziert der Luftinhalt der Tracheen durch die Stigmen mit der umgebenden Atmosphäre, und der Gaswechsel wird hier nicht nur durch Diffusion, sondern auch durch oft ausgiebige Massenverschiebungen des Tracheeninhaltes vermittelt. In dieser Hinsicht kann allerdings den Tracheenwänden selbst, da sie keine Muskeln enthalten, kaum irgendwelche Eigenbewegung zukommen, sondern es kommen wohl nur äußere Beeinflussungen der Tracheen in Betracht.

Es soll COMPARETTI (51) den Tracheenwänden eine aktive inspiratorische Tätigkeit zugeschrieben haben. — Bei WILLIAMS (367) finden wir mit großem Nachdruck hervorgehoben, daß es nicht genügt, dem Spiralfaden der Tracheenwand bloß die Rolle zuzusprechen, das Lumen der Luftröhren offen zu erhalten, sondern der Faden soll bei der Exspiration zusammengepreßt werden, wonach er die Inspirationsfüllung der Tracheen durch seine Expansion bewirken soll. WILLIAMS bemerkt, daß er bei NEWPORT, BLANCHARD und DUFOUR keine Bemerkung über die rhythmische Kontraktion und Dilatation der Tracheen gefunden habe, obschon dieser Formwechsel sich leicht bei Larven und Imagines von Insekten und auch bei Myriapoden nachweisen läßt. Es scheint, daß WILLIAMS ebenfalls nur passive Beeinflussungen des Tracheenlumens meint, denn er sagt ausdrücklich: „I cannot prove that the parietes of the tracheae are capable of originating this movement. I cannot demonstrate them to be muscular." Er gibt zugleich an, daß „the working of the general muscles of the body external to the system would obviously prove a most imperfect substitute" (d. h. „for renewing the air in the extremes of the system"); weiter schreibt er: „it is possible that the opening and shutting of the air-tubes may only follow from those alternate acts of contraction and dilatation in the abdominal segments by which the dorsal and ventral arches of the abdomen are alternately elevated and depressed like the ribs of the vertebrated animal". — RATHKE (265 a) berichtet über seine vielfachen Versuchsanordnungen, bei denen es ihm niemals gelungen ist, „eine organische Kontraktilität bei den Tracheen und Luftsäcken nachzuweisen".

Bei den verschiedenen Körperbewegungen (z. B. bei den oft so weitreichenden Verschiebungen der Segmente, die allerdings bei höheren Tracheaten fast nur auf den Abdominalabschnitt des Körpers beschränkt zu sein pflegen) werden die in den betreffenden Körperringen liegenden Tracheen hin und her geschoben, gezerrt, verengt und ausgedehnt. H. LANDOIS (169a) hat daneben auf die Ausläufer der äußeren Peritonealhülle der Tracheen (LEYDIG),

welche den Körper als lockeres Gewebe durchziehen und die Körperbewegungen auf die Luftröhrchen ausgiebig einwirken lassen, aufmerksam gemacht. Gleichzeitig legt er — wie schon früher RATHKE — darauf Gewicht, daß manche Tracheen durch Muskelzüge verlaufen und demnach bei der Kontraktion derselben komprimiert werden, während sie sich nachher wieder ausdehnen; eine Reihe von Muskeln, namentlich diejenigen, welche in der Regel quer über die langen Tracheenhauptstämme ausgespannt sind und auf die letzteren stark wirken können, sind vielleicht besonders für Respirationszwecke bestimmt. Siehe auch über die „Zwerchfell"-Gebilde der Hymenopteren im speziellen Teile.

Weiter schreiben RATHKE und später LANDOIS auch den Bewegungen des Verdauungsrohres und des Herzens eine gewisse Bedeutung für die Verschiebung des Tracheeninhaltes zu, ja sogar dem Blutstrome. Untersucht man die durchscheinenden Flügeldecken mancher Käfer in ihrem Zusammenhange mit dem Körper unter dem Mikroskope, so sieht man den Blutstrom mit den Blutkörperchen stoßweise sich voranbewegen, und an manchen Stellen werden die Tracheen ebenso rhythmisch hin und her gezogen. Schon RATHKE hat durch die durchscheinenden oberen Stücke der Hinterleibsgürtel die abwechselnde Ausstreckung und Krümmung, teilweise auch Vorwärts- und Rückwärtsbewegung der Tracheen gesehen, mitgeteilt durch das Rückengefäß. Bei den keine speziellen rhythmischen Atembewegungen aufweisenden Mückenlarven (s. den speziellen Teil) konnte BABÁK (6) ausgiebige, insbesondere im distalen Körperbezirke starke, wellenartig fortschreitende passive Bewegungen der beiden Tracheenlängsstämme verfolgen, die durch die Herzpulsationen verursacht waren; es war besonders das Auseinanderweichen der beiden parallel verlaufenden Stämme auffällig; aber auch die Verzweigungen derselben in den einzelnen Segmenten wurden dadurch stark gezerrt, so daß man ohne Zweifel den Herzpulsationen eine große Bedeutung bei der Luftverschiebung in den Tracheen zusprechen muß.

SUCKOW (323) hat überhaupt die Herzbewegung als die eigentliche Triebkraft der Ventilation aufgefaßt (er scheint aber die Atembewegungen mit den Herzbewegungen verwechselt zu haben). — Endlich weist RATHKE (265a) auf die oft großen Wirkungen der z. B. bei Dipteren mit dem Vorderdarme verbundenen Saugblase hin; auch die lebhaften Bewegungen der MALPIGHIschen Gefäße können von Bedeutung sein (128). Die oft äußerst ausgiebige Peristaltik des Darmrohres (nach RATHKE; s. bei *Ophion luteus*) ist allerdings wichtiger.

Ueber die Wirkung der Muskelkontraktionen auf die Bewegung des Tracheeninhaltes sind neue Untersuchungen höchst erforderlich. Wir machen da auf LANDOIS' (170, p. 142) Beobachtung an *Calliphora vomitoria* aufmerksam: schneidet man einer Brummfliege den Kopf, die Beine und die Flügel ab und legt das Tier rücklings auf den Tisch, so schiebt sich der Körper langsam voran, so oft der Rumpf an zu brummen fängt. Es ist dies eine Wirkung der aus den größeren hinteren Brummapparaten (des Metathorax) ausströmenden Luft; das Vorwärtsschieben läßt sich sogar noch nach Entfernung des Abdomens beobachten, wenn man den Thorax mit der Rückenseite auf die Wasseroberfläche legt. Auch p. 137 wird bei *Eristalis* über Luftströmungen des isolierten Thorax berichtet. Doch, wie weiter ausge-

führt wird, sind diese Angaben nicht mehr befremdend, seitdem man weiß, daß auch der Thorax rhythmische respiratorische Volumschwankungen vollführen kann.

Bei den Hydrophilidenlarven hat Portier (256) bei seinen Versuchen eine Ventilation aus einem Stigma in das andere vermittelst der queren Anastomose beschrieben.

Bei den keine speziellen Atembewegungen aufweisenden Larven (z. B. von Hymenopteren, Lepidopteren, Coleopteren etc.) hat schon Rathke (265a) die Ventilation des Tracheensystems durch die verschiedenen Körperbewegungen geschildert, indem dabei größere oder kleinere Tracheenbezirke komprimiert, dabei die Luft durch die Stigmen nach außen entleert und bei Rückkehr des elastischen Gleichgewichtes der Tracheenwände und der übrigen Körpergewebe nach Aufhören der Muskelkontraktion wieder eingesaugt wird. Es läßt sich beobachten, daß bei der Zusammenziehung der Larve ihrer ganzen Länge nach der Leib nicht um so viel an Weite gewinnt, als er an Länge verliert, d. h. es wird das System der Luftgefäße zusammengedrückt und sein Luftinhalt teilweise nach außen entleert. Schon Bonnet hatte gesehen, daß bei den Raupen, wenn sie in Wasser eingetaucht werden, aus den Stigmen um so mehr und um so größere Luftblasen hervordringen, je größere Bewegungen die Tiere machen (Newport, 227, hat sie bei den *Sphinx*-Larven bei der Körperverkürzung hauptsächlich den hinteren Spirakeln entströmen sehen). Bei *Melolontha*-Larven schildert Rathke ausführlich die Muskulaturanordnung und kommt zu dem Schlusse, daß die einzelnen Gürtel des Hinterleibes platter und kürzer gemacht werden können: bei einer lebenskräftigen Larve plattet sich gewöhnlich ihr Leib nur stellenweise und wurmartig recht stark ab und verengert sich zugleich von den Seiten, wonach diese Verengerung gewöhnlich von vorn nach hinten fortschreitet; es treten aber auch totale sowie einseitige Zusammenziehungen auf. Die Raupen vermögen ihren Leib zwar bedeutend zu verkürzen und abzuplatten, jedoch in beiderlei Richtung nicht so weitgehend wie die Käfer- oder wenigstens Lamellicornierlarven etc. Die Lokomotion sorgt gleichzeitig für die Ventilation der Tracheen. Newport (228, p. 310) sagt, daß die Atembewegungen bei den Lepidopterenlarven sich „exceedingly difficult“ bestimmen lassen, für die *Sphinx*-Larve ist er „inclined to think that they are not so frequent as in the perfect insect“, aber im weiteren erkennt er an, daß die Kriechbewegungen an der Ventilation des Tracheensystems beteiligt sind. Die Puppe soll nur nach Beunruhigung Atembewegungen aufweisen, und zwar nicht mehr als 3 in einer Minute. Eingehende systematische Untersuchungen sind da erforderlich. Babák (5) hat bei den *Culex*-Larven und -Puppen keine Atembewegungen auffinden können (s. den speziellen Teil).

Für die Anschauung über die Verhältnisse der Luftbewegung in den Tracheen wären auch die Angaben von Bedeutung, daß nach künstlicher Verklebung einiger Stigmen partielle Lähmungen der entsprechenden Körperbezirke auftreten. Soweit mir bekannt, handelt es sich aber in solchen bisher vorliegenden Fällen fast durchwegs um jüngere Entwicklungsstadien ohne spezielle Atembewegungen, also zugleich um niedriger organisierte Tracheensysteme, die nur durch Allgemeinbewegungen, also ungenügend ventiliert werden,

oder um Versuche mit Einölung, wo nicht nur die Stigmen allein verklebt werden (s. auch Kapitel Stigmenapparate).

Solche Versuche hat schon MALPIGHI bei Seidenraupen angestellt, indem er die verschiedenen Stigmen mit Oel bestrich; er hat geglaubt, daß die Raupen nach Untertauchen unter Wasser ohne Störung am Leben bleiben, weil das Wasser sich aus den Tracheen leicht entfernen läßt, während das Oel darin stark haftet, aber RÉAUMUR (267) hat richtig erkannt, daß das Wasser überhaupt nicht in das Tracheensystem eindringt. Es ist eigentümlich, daß RÉAUMUR auf Grund gewisser Beobachtungen zu dem Schlusse kam, daß bei den Raupen auch ohne spezielle Atembewegungen ein kontinuierlicher Luftstrom in den Tracheen unterhalten wird, indem die Stigmen nur der Einatmung dienen, die aufgenommene Luft aber durch feine geöffnete Tracheenendigungen der Haut und durch gröbere, an beiden Enden der Verdauungsröhre befindliche Oeffnungen ausgeatmet würde; zur Stütze seiner Ansicht ist er bemüht, eine ganze Reihe von Beobachtungen gegenüber MALPIGHI anzuführen. Davon erwähnen wir z. B., daß an den bei der Verpuppung abgestreiften Raupenhäuten ganz deutliche, dem Körper zugewandte klappenartige Membranen in den Stigmenöffnungen vorkommen sollen, die zwar die Luft ein-, aber nicht herauslassen. (Siehe auch bei Lepidopteren und weiter auch RÉAUMURS [268] Angabe über die gesonderten Ein- und Ausatmungslöcher bei den *Eristalis*-Nymphen.)

Die Ansicht über die Verschiedenheit der Einatmungs- und Ausatmungsöffnungen kehrt später wieder in der von SCHMIDT-SCHWEDT (297), ja sogar neuerdings von BÖVING (29) für Donacienlarven, von DUJARDIN (76) für gewisse Acarinen gegebene Schilderung; es handelt sich aber ebenfalls nur um bloße Meinungen ohne physiologische Beobachtungen (s. den speziellen Teil).

Besser als mit Oel, womit nicht allein die Stigmen, sondern auch die Tracheenstämme weithinein verstopft werden können, sind MALPIGHIS Versuche mit Butter usw. Auch RÉAUMUR und BONNET geben partielle Lähmungen nach Einölung usw. der Stigmen an; nach BONNET (s. RATHKE, 265a) kann die Raupe bis auf das vorderste oder hinterste Stigmenpaar ins Wasser untergetaucht werden, ohne für geraume Zeit getötet zu werden; bei der völlig untergetauchten Raupe sieht man nicht selten aus dem einen oder anderen Stigma, am öftesten aus einem jeden des vordersten oder hintersten Paares eine Luftblase hervortreten, die wechselweise eingezogen oder ausgestoßen wird. Waren an Raupen die Stigmata des vordersten oder hintersten Paares mit Butter bestrichen, so befand sich das Tier unbehaglicher, als wenn dieselben frei, aber die sämtlichen übrigen verschlossen waren. — TREVIRANUS (334) berichtet, daß nach Einölung „der hinteren Stigmen bei der Weidenraupe ein Zittern und Emporrichten des hinteren Körperabschnittes“ erscheint; nach Einölung der Bruststigmen einer grünen Heuschrecke hat er Abschwächung und vorübergehende Einstellungen der Beinbewegungen gesehen; im ähnlichen Sinne hat LANDOIS berichtet (s. oben). Doch in den Oelversuchen werden eben nicht bloß die Stigmen verstopft. Man müßte zu der Methode MALPIGHIS greifen. BABÁK (5) hat die beiden größten oder alle vorderen kleineren Stigmenpaare am Abdomen von *Dytiscus* mit Vaseline gefüllt und die Tiere einige Tage am Leben erhalten, ohne irgendwelche partielle Lähmungen gesehen zu haben (s. sonst den speziellen Teil).

Bei seinen operativen Eingriffen in das Zentralnervensystem von *Hydrophilus piceus* hat BETHE (25) die Beobachtung gemacht, daß die Tiere nicht mehr unterzutauchen vermögen, was er davon herleitet, daß infolge des Blutverlustes das spezifische Gewicht durch Aufnahme einer größeren Luftmenge (als in der Norm) in das Tracheensystem vermindert ist. Auch sonst findet man verstreute Angaben über die Beziehung von Blutfüllung und Tracheenfüllung in den einzelnen Körperteilen (s. weiter unten).

Spezielle tracheenventilierende Atembewegungen.

Die Hauptbedeutung für die Ventilation besitzen allerdings spezifische rhythmisch zustande kommende Atembewegungen, durch welche die Luft infolge der Volumänderungen der Körpersegmente durch die Stigmen in die Tracheenhauptstämme eingesaugt und wiederum nach außen ausgepreßt wird. Diese speziellen Atembewegungen fehlen aber bei vielen niederen Tracheatenabteilungen sowie auch bei der größten Zahl der Larven (soweit es sich bisher übersehen läßt) vollständig; die Ausbildung dieser ausgiebigen Hilfsvorrichtung des Gaswechsels scheint an das Vorhandensein der hochentwickelten Tracheensysteme gebunden zu sein, indem dort, wo isolierte Tracheenorgane oder ungenügend entwickelte Anastomosen zwischen denselben bestehen, auch keine speziellen Atembewegungen vorkommen.

Die Atembewegungen pflegen hauptsächlich (s. aber unten) auf die distalen (abdominalen) Segmente beschränkt zu sein. Im weiteren wollen wir sie vom allgemeinen Standpunkte aus eingehender schildern, während die außerordentliche Fülle der speziellen Verschiedenheiten bei den einzelnen Abteilungen, sofern dieselben untersucht worden sind, im speziellen Teile angeführt werden wird.

Bezüglich der Entwicklung der speziellen Atembewegungen wollen wir noch bemerken, daß sie wahrscheinlich auch noch zu der Größe der Tiere in Beziehung steht. Dies würde leicht begreiflich sein, da auch die Entwicklung der Tracheen eine merkliche Abhängigkeit von der Größe der Tiere aufweist; viele kleine Formen innerhalb einer Abteilung, die im allgemeinen mit Tracheen versehen ist, zeigen verkümmerte Luftröhrchen. Mit der Zunahme des Körpervolumens erhöht sich die Notwendigkeit einer größeren Entwicklung der Einrichtungen der Luftversorgung sehr bedeutend.

Eine andere auffällige Beziehung betrifft den relativen Gaswechselbedarf; sehr bewegliche Raubtiere zeichnen sich durch höchst ausgebildete Atembewegungen aus. Die Larven, welche oft ein träges Leben führen, besitzen gewöhnlich keine speziellen Atembewegungen; doch auch hier macht sich der eben erwähnte Umstand geltend, indem z. B. den sehr lebendigen Libellenlarven hochentwickelte Atembewegungen eigen sind (s. den speziellen Teil).

Von den großen Tracheatengruppen kommen keine speziellen (rhythmischen) tracheenventilierenden Atembewegungen vor bei den Myriapoden, Arachniden und wahrscheinlich auch Apterygoten.

Die Ausgiebigkeit der Einsaugungs- und Auspressungskraft bei den tracheenventilierenden Bewegungen sowie die Verhältnisse der Druckwirkungen in den verschiedenen Körperabschnitten sind unbekannt. Nach Contejean (53, s. bei den Orthopteren) wird während der abdominalen Inspiration der nach Verwundung ausgetretene Bluttropfen in den Körper eingezogen, was für einen negativen Druck im Körperinnern zeugt. (S. noch weiter.)

Die speziellen Atembewegungen, auch wo sie am höchsten ausgebildet sind, haben wahrscheinlich nur die Durchlüftung der größten und größeren Tracheenstämme zur Folge; das Ein-

dringen von Sauerstoff in die feinsten Tracheenendigungen in den Geweben geschieht vielleicht eher durch Diffusion, als durch Massenbewegungen des Gasgehaltes der Luftröhrchen: der kontinuierliche Sauerstoffverbrauch in den Geweben bewirkt ein stetes Nachrücken von neuen und neuen Sauerstoffmengen aus den nahen gröberen Tracheen, deren Luftinhalt durch die Atembewegungen vermengt und teilweise erneuert wird.

Nach SADONES (290) sind die Tracheenwände außerordentlich dehnbar: (bei *Aeschna*) lassen sich die Tracheen unbeschadet auf das doppelte verlängern, wobei sich die Windungen des Spiralfadens strecken; wird bei der Inspiration der Innendruck vermindert, so strömt die Luft durch die Stigmen und, da die Tracheen stark verlängert werden, dringt sie in die feinsten Verzweigungen ein. (S. auch den Abschnitt über die geschlossenen Tracheensysteme und WINTERSTEINs Abhandlung in diesem Handbuch.) Aber zur Begründung einer solchen Betätigung der Tracheen im Gaswechsel fehlen diesbezügliche Beobachtungen und Versuche.

Weitverbreitet und eigentlich als Erfahrungssatz wird die Ansicht angeführt, daß die sogenannten Verschlußeinrichtungen der Stigmen eine wesentliche Bedeutung für die Durchlüftung der kleineren und kleinsten Tracheen besitzen. Stellt man sich vor, daß nach einer durch offene Stigmen vollführten Lufterneuerung die Stigmen verschlossen werden und daß nun bei gefülltem Tracheensystem eine exspiratorische Zusammendrückung der Körperwandungen, aber ohne Exspiration nach außen, erfolgt, so wird die komprimierte Luft der großen Tracheen in die zarten Verzweigungen derselben eingetrieben, und auf diese Weise würde eine weitgehende Lufterneuerung in den letzteren erzielt; nach dem Aufhören des Druckes strömt der abgenutzte, mit Kohlensäure geschwängerte Luftinhalt der kleinsten Verzweigungen in die großen Stämme zurück, um von da durch Exspiration bei offenen Stigmen nach außen entleert zu werden. Diese Bedeutung der an den Stigmen angebrachten Verschlußmechanismen schlägt LANDOIS (169a, 171, 173) so hoch an, daß er den Satz ausspricht: „ohne Tracheenverschlußapparate ist es den luftatmenden Insekten unmöglich, zu respirieren“.

Wir müssen vorerst diese ausschließliche Formulierung als völlig unhaltbar abweisen. Es besitzen ja die niedrigen Tracheatenformen (z. B. Myriapoden) überhaupt keine regulierbaren Verschlußmechanismen, ähnlich wie manche Entwicklungsstadien der höheren Tracheaten. Und vielen Tracheaten kommen überhaupt keine speziellen Atembewegungen zu. Nachträglich finde ich, daß sich schon SÖRENSEN (318a) gegen die Behauptung, daß die „Epiglottis“-Einrichtungen (die Verschlußapparate nach älteren Forschern so genannt) zum Atemgeschäft unentbehrlich sind, entschieden gewendet hat, indem er sich ebenfalls auf die vergleichende Morphologie stützte (Larven von *Hypoderma*; *Opiliones Laniatores* usw.) — Uebrigens können auch bei manchen höheren Tracheaten hochentwickelte Verschlußapparate fehlen.

Die Anschauung über die hervorragende, ja wesentliche Rolle der Stigmenapparate bei der Durchlüftung der Tracheenkapillaren teilt mit LANDOIS auch KRANCHER (158), desgleichen HUXLEY (141), ja auch MIALL (207), der allerdings in bezug auf den Modus der Tracheenschließung von LANDOIS abweicht, LANG (174a), LOWNE nach SHARP (309)

usw. Wir glauben aber, daß diese Anschauung bisher durch keine geeigneten experimentellen Untersuchungen als richtig erwiesen ist. LANDOIS hat allerdings bei einer ausgewachsenen Raupe des Weidenbohrers (*Cossus ligniperda*) Beobachtungen darüber angestellt, auf welche Weise nach der Verklebung der Stigmen mit Oel das Tier getötet wird: zuerst verschloß er nur die sämtlichen rechten Stigmen, wonach während einer Viertelstunde die Muskeln der rechten Seite gelähmt wurden, so daß das Tier nur links herumkroch (der Kopf aber hat sich noch nach einer halben Stunde auch rechts bewegt); auch die Reizbarkeit soll rasch auf der rechten Seite verloren gehen; nachdem auch die linken Stigmen verschlossen worden waren, wurde auch die linke Seite in 10 Minuten gelähmt; LANDOIS schließt: an dieser allgemeinen Muskellähmung nehmen auch die Muskeln der Tracheenverschlußapparate teil, es kann durchaus keine Luft mehr eingeatmet werden, selbst wenn die Stigmen wieder geöffnet werden. Doch er hat durch seine Versuchsanordnung die Luftlöcher überhaupt verklebt und nicht allein die Tracheenverschlußapparate ausgeschaltet (immerhin ist es bemerkenswert, daß nach Ausschluß der Ventilation des rechten Längsstammes durch die betreffenden Stigmen die Lufterneuerung von der linken Seite nicht ausreicht, um die partielle Erstickung rechts zu verhindern). — Der gewünschte Nachweis müßte darin bestehen, daß man, ohne irgendwie die Durchgängigkeit der Tracheeneingänge zu schädigen, nur die Verschlußmechanismen ausschaltet. Es müßte außerdem ein Tier verwendet werden, bei dem typisch ausgebildete spezielle (rhythmische) Atembewegungen vorkommen. Meines Wissens existiert bisher kein derartiger Versuch.

Es ließen sich gewiß direkte Beobachtungen an Verschlußmechanismen tragenden Stigmen durchführen, doch sind dieselben bisher sehr dürftig. In dieser Hinsicht gibt RATHKE (265a) an, daß bei *Melolontha* gleichzeitig mit dem Sinken der Dorsalringe des Hinterleibes sich die vesikulären Tracheen ausdehnen; bei *Acridium stridulum* soll die Zusammenziehung des Hinterleibes mit dem Oeffnen der Lippen an jedem der über dem mittleren Beinpaare befindlichen Stigmen verbunden sein. Auch bei *Iullus verrucivorus* hat er dies an Stigmen über dem hintersten Beinpaare gesehen. HEINEMANN (133) berichtet in seinen *Cucuyo*-Untersuchungen über einen besonderen Muskel, welcher, je nachdem die Stigmen offen oder geschlossen sind, Exspiration oder Eintreibung der Luft in die feinen Tracheenverzweigungen bewirken soll; doch läßt es sich nicht sicherstellen, inwieweit es sich um indirekte Schlüsse auf Grund von anatomischen Befunden und inwieweit um direkte Beobachtung der physiologischen Verhältnisse handelt. DUBOIS (65) gibt an, daß die Prothorakalstigmen von *Pyrophorus* in der Regel 5—6mal in einer Minute geöffnet und geschlossen werden. Diese Angabe berührt allerdings nicht ausdrücklich die Frage nach der Beteiligung der Stigmenverschlüsse an der Ventilation der Tracheenkapillaren, ist aber wichtig. Nach WITLACZIL (369) soll bei Psylliden (s. Rhynchoten) durch kleine Spalten der Stigmen inspiriert werden, während die Expiration durch weite Oeffnungen stattfindet. Die Beobachtungen von NUTTALL, COOPER und ROBINSON (236) bei *Haemaphysalis* (s. Acarinen) sind sichtlich nur morphologischer Natur, die Urteile über die Funktion der Stigmenapparate bei der Exspiration und Inspiration sind wohl nur theoretisch.

Würde nämlich dem Stigmenverschluß eine integrierende Bedeutung für die Ventilation der feineren Tracheenendigungen im Körper zukommen, so müßte derselbe in regelmäßiger oder unregelmäßiger Folge verhältnismäßig oft erscheinen; durch die Körperverschmälerungen, welche sonst bei geöffneten Stigmen als Exspirationsbewegungen fungieren, würde dann der Luftinhalt der Tracheen zusammengedrückt, wobei natürlich eine kleinere Volumabnahme des Körpers resultieren würde, als bei Exspiration: dies müßte sich auch bei den Untersuchungen des Atmunsvorganges, insbesondere bei der Applikation der Registriermethoden (Hebelvorrichtungen, die an der Körperoberfläche befestigt waren, u. ä.), kundgeben. Es finden sich aber in den diesbezüglichen Arbeiten über die Atemventilation der Tracheaten keine Beobachtungen, welche man in diesem Sinne deuten könnte; ich habe in meinen Registrationsversuchen wiederholt diesen Verhältnissen besondere Aufmerksamkeit gewidmet, ohne bisher irgendwelche Andeutungen einer periodischen Kompression des verschlossenen Luftinhaltes der Tracheen gesehen zu haben. — Wenn Sharp (p. 130) also anführt, daß die ventilierenden Kontraktionen und Expansionen zuweilen von Oeffnungs- und Schließungsbewegungen der Spirakellöcher begleitet werden, wodurch wenigstens hie und da die Luft in die Gewebe eingepreßt würde, so handelt es sich nur um eine bloße Vermutung.

Daß die Stigmen wenigstens während längerer Zeiträume bei ausgiebigem Atemrhythmus gar nicht verschlossen sind, hat schon Treviranus gesehen: die große grüne Heuschrecke (*Locusta viridissima*), welche er unter ein umgestürztes Glas mit Wasser gesperrt hatte, zeigte abwechselnde Verkleinerung und Vergrößerung der aus dem thorakalen Stigma hervortretenden Luftblase, synchron mit den Atembewegungen. Bei Newport (227, p. 547) wird über *Bombus* im Wasser berichtet, aus dessen vorderen Stigmen große Luftblasen bei jeder Exspiration hervortraten und bei der Inspiration wieder eingezogen wurden. Dasselbe konnte Babák (5) lange Zeit hindurch an einem *Dytiscus* sehen, dem die Flügel entfernt worden waren: unter Wasser gehalten wies er ein rhythmisches An- und Abschwellen der an der Grenze zwischen Meso- und Metathorax hervorquellenden Luftblase auf, das den seltenen Atembewegungen entsprach; allerdings änderte die Luftblase auch unabhängig von den letzteren ihren Umfang, indem sie eine Weile größer, dann wieder kleiner war, aber dabei immer mit den Atembewegungen zusammenfallende Schwankungen vollführte (dies wurde wohl durch die Veränderungen des Tonus der Abdominalmuskulatur bedingt).

Die durch die Hinterleibsbewegungen zustande kommenden Verschiebungen des Luftgehaltes im Tracheensystem des ganzen Körpers wurden bisher noch nicht systematisch untersucht, obschon hier eine Reihe von Problemen vorliegt. Auch Winterstein hat in seiner zusammenfassenden Abhandlung in diesem Handbuch p. 112 die Schwierigkeit hervorgehoben, wie man sich auch durch sehr ausgiebige Atembewegungen in einem System dünner und ziemlich starrer Röhren, deren feinste Ausläufer an der Grenze des mikroskopisch Wahrnehmbaren liegen, eine genügende Erneuerung des Gasinhaltes vorstellen soll. Ich habe schon oben die Ansicht ausgesprochen, daß auch durch die ausgiebigsten Atembewegungen nur die Tracheenhauptstämme

ventiliert werden, und werde noch im weiteren wahrscheinlich machen, daß die Atembewegungen zuweilen nur der Durchmischung des Luftinhaltes daselbst dienen.

Bei der Durchsicht der Literatur finde ich Aeußerungen über die Luftbewegung in den Tracheen nur bei Rathke, Graber und Contejean.

Rathke (265a) hat nachzuweisen gesucht, daß die Tergitenbewegungen der Käfer wirklich die Bedeutung von Respirationsbewegungen haben, und führt unter anderem folgenden Versuch an: bei *Cetonia aurata* und *Scarabaeus stercorarius* wurden die Flügeldecken und die Flügel abgeschnitten und nachher durchs Messer auch der obere Teil der Brustwandung entfernt; da ward er gewahr, daß jedesmal, wenn die Rückenwand des Hinterleibes sich senkte, die einzelnen, innerhalb der Brust befindlichen Luftsäcke prall anschwollen, wenn sich jene Wand aber erhob und die Höhle des Hinterleibes also weiter wurde, wieder ein wenig kleiner wurden. (Rathke meint, daß vielleicht auch die Kopf- und Extremitätentracheen auf diese Weise ausgedehnt werden und beim Aufhören der Hinterleibskompression einen Teil ihres Luftinhaltes wieder in den Hinterleib auspressen.) Man kann dafürhalten, daß es sich eigentlich nur um eine Folgeerscheinung des in der Exspirationsphase erfolgenden Zusammendrückens des Gasinhaltes der abdominalen Tracheenstämme handelt, welcher zugleich durch die engen Stigmenöffnungen nach außen entleert wird. Aber man könnte in dieser Beobachtung auch gleichsam die Bestätigung erblicken der später von Graber ausgesprochenen Ansicht über das wahrscheinliche Bestehen eines Antagonismus der Luftbewegung in den Tracheen der festen Körperteile (Fühler, Beine, Flügel — wohl auch des Thorax) und in den Tracheen der ihren Umfang ändernden Bezirke, indem für die ersteren der erweiterte Hinterleib als eine Saugpumpe, gewissermaßen als verdünnte äußere Atmosphäre, der verengerte dagegen als Druckwerk fungiert, das neue Luft in sie hineinpreßt (109, p. 368). Für die Luftverschiebungen in den gröberen Tracheen können wohl die Druckänderungen in dem ventilierenden Körperteile auch ohne das von anderen Autoren geforderte Spiel der Stigmenverschlüsse hinreichen. — Contejean (53) meint aber, daß die Tracheen des Kopfes und des Thorax nur vermittelst der Blutgehaltänderungen, welche durch die Abdomenbewegungen zustande kommen, ihr Luftvolumen ändern (s. bei Orthopteren). — Sonst bemerkt z. B. Schmidt-Schwedt (308), daß man an dem durchsichtigen *Cybister* nebst den Abdominaltracheen auch eine große Brusttracheenblase Volumenschwankungen bei den Atembewegungen ausführen sieht, doch wird nichts Näheres angeführt (s. Coleopteren).

Bei Pagenstecher (239) wird bezüglich der Ventilation des Tracheensystems folgende Bemerkung gemacht: „es kann eine Region des Körpers für Inspiration, eine andere für Exstirpation dienen, so daß ein erfrischender Strom den Körper beständig in derselben Richtung durchzieht“. Es wird kein Beispiel für dieses Verhalten angeführt, und die ganze Formulierung ist ziemlich unklar. Wir machen aber dennoch auf die Angabe aufmerksam, da Pagenstecher ein scharfsinniger Beobachter war. Vielleicht hat er an die wellenförmigen, verhältnismäßig selten vorkommenden Abdominalatmungen gedacht (s. weiter p. 394).

Bei Treviranus finden wir die Angabe, daß (bei der Biene) während des Fluges die Respiration durch die Luftlöcher der Brust stattfindet und die Bewegungen des Atemhohlens im Hinterleibe unterdes aufhören; hingegen tritt, sobald sie in Ruhe sind, ein Wechsel der Hinterleibslänge ein, während an der Brust keine Veränderung zu bemerken ist. Diese Anschauung teilt auch Burmeister (36): die Flügelmuskeln sollen durch ihre Kontraktionen die Thoraxhöhle verengern und erweitern, wodurch eine rege Ventilation der betreffenden Tracheen bewirkt werde; gleichzeitig werden am Abdomen die Ausatmungen (Maikäfer s. weiter) immer tiefer und im Augenblicke des Abfliegens soll der Hinterleib ganz zusammengepreßt werden; nachdem sich ein fliegendes Insekt niederläßt, sollen wieder rasche Atembewegungen am Hinterleibe erscheinen.

Lowne (Anatomy of the blowfly 1893) hält nach Sharp (309, p. 111) dafür, daß der Luftinhalt sich in dem Tracheensystem unter Druck befindet, und schildert die Aufgabe des hinter dem „Atrium" liegenden „Vestibulums" an der Stigmenvorrichtung auf die Weise, daß dasselbe wie eine Pumpe die Luft in das Tracheensystem eintreibt — was wohl eine reine Vermutung ist.

Die Ausatmung geschieht mit ansehnlicher Kraft, wie aus Portiers Bericht über den „Husten" bei Wasserkäferlarven (255) hervorgeht (s. auch unten p. 401). S. auch Landois' (170) Beobachtungen an *Calliphora*, Sulcs (324) Untersuchungen über Schaumbildung der Aphrophorinen, Heymons' (136) Angabe über Sprengung der Eischalen bei *Palomena*-Embryonen usw. s. im speziellen Teile.

Methodik der Untersuchungen über die Atembewegungen der Tracheaten.

Hausmann (131) hat das Versuchstier in das lufthaltige Ende einer geschlossenen Röhre eingesperrt, während das untere mit Wasser gefüllte Ende in einem mit Wasser gefüllten Gefäße stand; bei gleichem Wasserstande im Innern und außen sah er bei *Locusta* merkliche rhythmische Aufwärts- und Abwärtsbewegungen des Wasserniveaus in der Glasröhre, während solche bei den Libelluliden und bei *Geotrupes* kaum zu verzeichnen waren. Plateau (247) hat diese Methode, welche imstande ist, über die Volumverhältnisse der Atemventilation Auskunft zu geben, vervollkommnet, indem er das untere Ende der Röhre mit einem engen Röhrchen verband und mittels einer Linse die kleinen Oscillationen des Wassers in derselben verfolgte (*Hydrophilus* oder *Dytiscus* wurde in etwa 10 ccm Luft eingeschlossen); aber bei kleineren Tieren versagt die Methode völlig.

Plateau hat eine graphische Methode zur Registrierung der Atembewegungen bei Insekten verwendet, indem er enge Papierstreifchen („papier bristol") von geeigneter Größe und Form ausschnitt und um eine durch ein Ende durchgehende Achse fast ohne Reibung rotieren ließ (seitliche Verschiebungen des Hebels wurden durch jederseits angebrachte Glasperlen verhindert, und die Nadel, welche als Achse fungierte, konnte in beliebiger Stelle im Kork befestigt werden), der Hebel ruhte auf dem beweglichen Körperteile des Insektes vermittelst eines kleinen (bei 12 cm Totallänge etwa 2 cm von der Achse abgehenden) Ausläufers, welcher gleich beim Ausschneiden des Hebels mit geformt wurde; als vorteilhaft hat sich erwiesen, diesen Ausläufer mit Kanadabalsam an die Körperoberfläche anzukleben. Oder aber es wurde der Papierstreifen mittels eines von seiner Mitte abgehenden Ausläufers am Körper des Versuchstieres selbst montiert. Die geeignete Spitze des Papierhebels schrieb ihre Exkursionen auf einer rotierenden Trommel. (Fig. 23.)

Höchst wichtig ist die passende Befestigung der Versuchstiere, welche allerdings bei verschiedenen Insekten ganz verschiedenartig ist. Bei den Libelluliden, Acridiern u. a. hat PLATEAU die Flügel zwischen zwei Korkplatten vertikal eingeschlossen. Bei den Coleopteren wurden verschieden große Quadratfensterchen

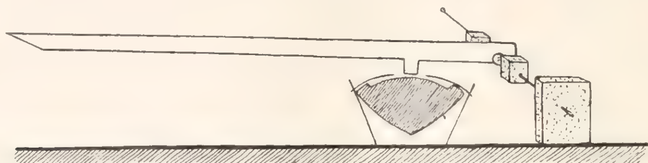


Fig. 23. Schematische Abbildung der von PLATEAU (247) verwendeten Registriervorrichtung.

in den Elytren ausgeschnitten und die Flügel durch sie entfernt, wonach der Körper durch im seitlichen Rande des Prothorax und der Elytren eingesteckte Nadeln fixiert wurde (dabei bleibt das Abdomen ganz intakt und kein Körperteil des Tieres berührt die Unterlage); die störenden heftigen Beinbewegungen hat PLATEAU durch Entfernung der Extremitäten beseitigt — aber trotzdem vollführen die Tiere noch verschiedene Torsions- und andere Bewegungen mit dem Abdomen, denen man Rechnung tragen muß: deswegen ist es ratsam, nur die median gelegene Portion der Elytren auszuschneiden. Aber bei den Sphingiden (und besonders bei

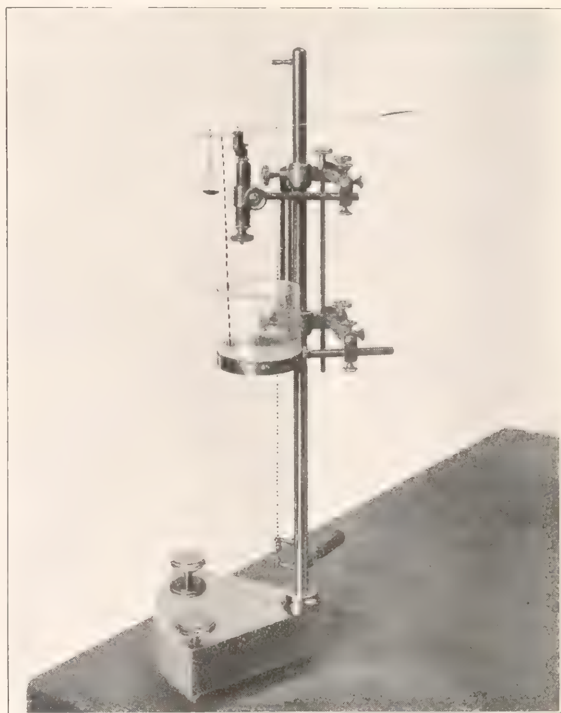


Fig. 24. Vorrichtung zur Registrierung der Atembewegungen der Insekten nach BABÁK. (Die Kokonfäden gestrichelt und punktiert.)

Smerinthus tiliae) kann überhaupt keine Fixierung bewerkstelligt werden, da sie in allen Richtungen Abwehrbewegungen vollführen.

Bei den Versuchen über die Atemregulation der Libellulidenlarven hat Babák (7) im Paraffinboden eines seichten Glasschüsselchens nach den Umrissen des Tieres eine längliche Grube ausgehöhlt, worin das Tier mit der Bauchseite nach oben zu liegen kam; über dem Vorderkörper (und an geeigneten Stellen, eventuell auch über dem Hinterleib) wurde eine Anzahl von Nadeln in zwei Reihen so in den Paraffinboden eingestochen, daß sie sich über der Medianlinie des Tieres kreuzten und dasselbe, ohne es zu drücken, in der Rückenlage hielten. An der Leiste des 5. Segmentes (von hinten gerechnet) wird eine feine Klemme (oder ein zartes Häkchen) befestigt, und die vertikalen Exkursionen dieses Segmentes werden auf diese Weise vermittelst eines Seidenfadens auf feine Hebelvorrichtung übertragen (Fig. 24). Die Abwehrbewegungen, bei denen besonders die spitzigen Schwanzborsten in den Paraffinboden eingestochen werden, kann man größtenteils so ausschalten, daß man für das Abdomen die Aushöhlung breiter und tiefer macht und unter die vorletzten Segmente Nadeln paarweise gekreuzt befestigt. Ueber sonstige Details siehe das Original.

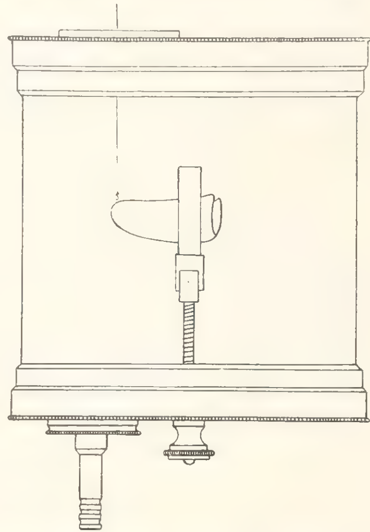


Fig. 25. Gaskammer zum Studium der Atemregulation der Insekten nach Babák. (Der Käfer, z. B. *Dytiscus*, wird vermittelst des Stahlbandes in dem ausgehöhlten angepaßten Halter befestigt; zu den Tergiten geht der Faden des Schreibhebels; unten das Rohr für Gaszuleitung.

Bei *Oryctes* haben wir die Oscillationen des letzten Segmentes mittels eines angeklebten Fadens in der normalen Körperlage registriert, wobei der Käfer durch ein genau anliegendes stählernes Band am Thorax gehalten wurde, ohne irgendwelche Reizung; die Flügeldecken wurden auf ein passend geformtes Metallgebilde gelegt. Auf diese Weise werden aber noch verschiedene andere Abdomenbewegungen verzeichnet, als die Atembewegungen; doch lassen sich diese leicht von den übrigen unterscheiden. Der Käfer konnte in eine aus Metall und Glas verfertigte Luftkammer verschlossen werden, so daß wir den Einfluß verschiedener Gase studieren konnten (Fig. 25). Dieselbe Vorrichtung hat sich uns neuerdings bei *Dytiscus* bewährt (Babák, 5), wo wir Einschnitte in die Flügeldecken und Flügel anbrachten, um die Tergitenbewegungen zu registrieren (das Absinken des Abdomens in toto läßt sich durch Befestigung auf einer Korkplatte oder Befestigung am Paraffin verhindern, vermittelst überkreuzter Nadeln, s. oben bei Libellenlarven). Es ließen sich da auch die Atembewegungen unter Wasser registrieren.

Regen (276a), (der — nebenbei bemerkt — der Meinung ist, daß „die Atmung der Insekten mit Hilfe registrierender Apparate bisher noch nicht untersucht worden war“!) hat die Versuchstiere (*Gryllus* u. a.) in einer horizontal gelegenen Eprouvette untergebracht, die vorn mit einer runden kleinen Oeffnung versehen war, durch welche das sonst freie Tier die Fühler hindurchstreckte und oft längere Zeit in Ruhe verblieb, während die am stärksten sich bewegende Stelle des Bauches mittels einer feinen Glasnadel, die durch einen länglichen Spalt am Boden der Eprouvette zu dem feinen Registrierhebel führte, die Atemexkursionen verzeichnete.

Die graphische Methodik scheitert größtenteils an der Unausgiebigkeit der Respirations- und besonders der Inspirationsexkursionen (s. weiter), so daß sie hauptsächlich auf große Käfer, Libellen etc. beschränkt ist. Ein weiterer Mangel der Methode besteht darin, daß man den Hebel nur auf eine einzige bestimmte Gegend anbringen darf, und also die Uebersicht über die Totalität der Atembewegungen verliert.

PLATEAU (247) hat die Mängel der Registriermethode durch die Umrißzeichnungen der Silhouetten in Exspirations- und Inspirationsstellung zu beseitigen gesucht, nach dem Vorbilde HUTCHINSONS, der auf diese Weise die Exkursionen des Brustkorbes erforscht hatte, und als Vorgänger MAREYS, welcher ähnliche Methoden bei seinen Untersuchungen über die Lokomotion verwendet hat.

Diese Projektionsmethode erlaubt die Exkursionen sämtlicher an den Atembewegungen teilnehmenden Körperteile zu untersuchen; sie kann weiter auch bei ganz kleinen Tieren benutzt werden. Das Versuchstier wird so befestigt, daß die Respirationsbewegungen völlig ungestört vor sich gehen; verschiedene Nebenbewegungen hat PLATEAU zuweilen durch Dekapitation auszuschließen gesucht (s. unten). Bei etwa 5—14-facher Vergrößerung können Exkursionen im Betrage von Bruch-

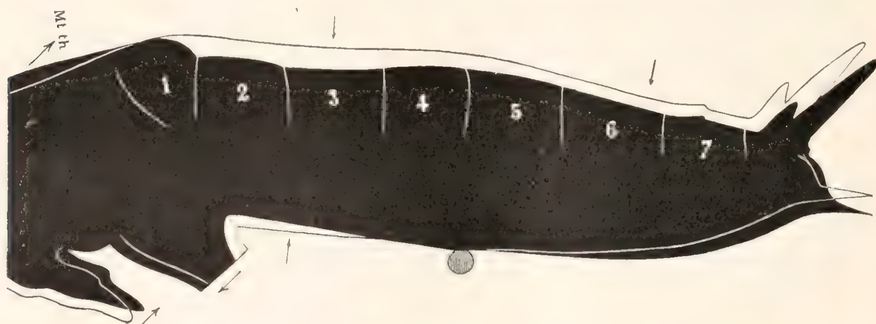


Fig. 26. Vergrößerte Silhouette des Abdomens und Metathorax von *Periplaneta orientalis*, nach der Projektionsmethode von PLATEAU (247). *Mtth* Metathorax, *1*—*7* abdominale Segmente, das Abdomen ist ventral in der Mitte unterstützt (um störende Totaloscillationen desselben zu vermeiden). Die Exspirationslage ist schwarz gezeichnet, die Inspirationsstellung kontouriert. Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher das Abdomen und der Thorax bei der Exspiration seinen Umriß ändert.

teilen von Millimetern sichergestellt werden, und es lassen sich mit dem Bleistifte Silhouetten der Exspirations- und Inspirationsstellung aufzeichnen. Auf diese Weise lassen sich alle Durchmesser des Versuchstieres projizieren und durch kleine Papierstreifchen die Exkursionen von minder zugänglichen Stellen der Körperoberfläche veranschaulichen. Als Beispiel der Ergebnisse führen wir an dieser Stelle die Fig. 26 an (andere s. im spez. Teile). Durch die Projektionsmethode ließ sich zeigen, daß verschiedene Angaben über die Verkürzung und Verlängerung des Abdomens, über wellenförmig fortschreitende Segmentbewegungen etc. nicht zutreffend sind. Es läßt sich auch das Verhältnis der Verschiebungen verschiedener Segmente sehr genau abschätzen.

Allgemeine Ergebnisse der Untersuchungen über die tracheenventilierenden Atembewegungen.

Ueber die speziellen tracheenventilierenden Atembewegungen liegen von den älteren Beobachtern zwei große Arbeiten vor, deren allgemeine Ergebnisse wir zuerst überblicken wollen.

RATHKE (265a), dem wir die ersten systematischen Untersuchungen über die Atemmuskeln und Atembewegungen verdanken, hat seine Beobachtungen schon 1832—1835 gemacht, aber die Veröffentlichung derselben kam erst nach seinem Tode 1860 zustande.

Von den allgemeinen Bemerkungen (die speziellen Befunde werden in den entsprechenden Abschnitten angeführt) können wir folgende hervorheben. Bei den Coleopteren findet der Autor, daß bei denjenigen, deren Flügeldecken sich über den ganzen Hinterleib ausdehnen, in der Regel alle Gürtel oder Ringe dieses Körperabschnittes, mit Ausnahme nur des letzten, an den Atembewegungen Anteil nehmen; bei denjenigen aber, deren Flügeldecken nicht so weit reichen — z. B. *Cetonia*, *Scarabaeus* — nehmen auch der vorletzte oder auch selbst der dritte von hinten daran keinen Anteil, und überhaupt kein solcher Gürtel, dessen Epidermis allenthalben eine ziemlich gleiche Dicke hat. Die Bewegung soll für gewöhnlich eine progressiv und rasch von vorn nach hinten fortschreitende sein. Seltener beginnt sie in der Mitte des Hinterleibes und setzt sich von da immer weiter, sowohl nach vorn als wie nach hinten fort. Am größten ist die Bewegung, wo die Tracheen viele blasige Erweiterungen besitzen — *Cetonia* und *Scarabaeus*; daselbst sollen sie auch am raschesten aufeinander folgen. Doch kommt dabei noch der Umstand in Betracht, ob das Tier sich in völliger Ruhe befindet, oder ob es in Bewegung oder in Angst ist; nach einer guten Mahlzeit folgen auch die Erweiterungen und Verengerungen der Hinterleibshöhle weit rascher aufeinander als beim Fasten. Zu den Versuchen wurden insbesondere *Cetonia*, *Scarabaeus*, *Cerambyx*, *Hister*, *Dytiscus*, *Carabus*, *Chrysomela*, *Tenebrio*, *Bruchus*, *Attelabus* verwendet.

PLATEAU (247) hebt die Mangelhaftigkeit der bloßen Beobachtung der Atembewegungen hervor, da man mit dem Auge unmöglich die verschiedenen Bewegungen der Abdominalsegmente genau verfolgen kann.

Diesem Umstande schreibt er die Widersprüche in den Ergebnissen der älteren Autoren zu: SCHENCK, SORG (318b), NITZSCH, TREVIRANUS (334, 336), RENGGER (277), BURMEISTER (36), LIEBE verwenden bei der Insektenatmung ganz vage oder wenigstens ungenaue Bezeichnungen nach der Analogie der Wirbeltiere; andere wieder haben zu wenige Formen untersucht (und größtenteils wiederum nur mittels bloßer Beobachtung), um zu allgemeinen Schlüssen gelangen zu können. Die ausgedehnten Untersuchungen von GRABER (109) und besonders von RATHKE sind die wichtigsten, doch auch sie wurden mit einseitiger unvollkommener Methode gewonnen. Von den entomologischen Handbüchern widmen nur wenige den Atembewegungen irgendwelche Aufmerksamkeit (GERSTAECKER in BRONNs Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, 3, 1867, p. 131).

Die Atembewegungen sind bei den Insekten größtenteils auf das Abdomen beschränkt; die zuweilen vorkommenden Verschiebungen der Thoraxsegmente sind in einigen Fällen aktiv, sonst lassen sie sich von den abdominalen Wirkungen ableiten.

Auf Grund von RATHKEs Ergebnissen hat GERSTAECKER (102) vier Respirationstypen bei den Insekten aufgestellt: 1) bei den Hymenopteren kommt abwechselnde Verkürzung und Verlängerung des Abdomens vor; 2) bei den Coleopteren handelt es sich um vertikale Oscillationen der Tergite (bei Unbeweglichkeit der Sternite); 3) bei den Odonaten und Acridiern sind umgekehrt wie bei Coleopteren die Sternite beweglich; 4) bei den Lepidopteren bewegen sich sowohl die Tergite als auch die Sternite.

Demgegenüber weist Plateau nach, daß die Hymenopteren keine Ausnahmestellung einnehmen, sondern daß auch bei ihnen abwechselnd Bewegungen in den vertikalen Achsen vorkommen, sowie daß auch bei den anderen Insekten Verschiebungen in der Längsachse des Abdomens zu verzeichnen sind. Die von Plateau aufgestellten Typen sind folgende:

I. Sternite in der Regel stark, konvex, wenig beweglich — Tergite sehr beweglich (Fig. 27):

A. Coleopteren, mit drei Untertypen:

a) während der Exspiration werden die Tergite abgeplattet, die mediane Portion derselben steigt tiefer herab als die Ränder (*Hydrophilus*, *Hydrochares*, *Dytiscus*, *Colymbetes*, *Cicindela*, *Oryctes*, *Melolontha*, *Trichius*, *Donacia*, *Corymbites*, *Chlorophanus*);

b) während der Exspiration senken sich die seitlichen Partien der Tergite herab, wogegen die mediane Partie sich hervorwölbt (*Telephorus*);

c) während der Exspiration senken sich die seitlichen Partien der Tergite herab, die Mittelpartie wölbt sich in zwei Erhebungen (durch eine mediane Rinne getrennt) empor (*Clytus*, *Coccinella*).

B. Hemipteren (Heteropteren), wo bei starker exspiratorischer Tergitenabplattung sich die Sternite etwas nach unten vorwölben (*Nepa*, *Pyrrhocoris*).

C. Orthopteren (Blattiden), im ganzen den vorhergehenden ähnlich, nur daß die Sternite eher etwas heraufsteigen (oder sich abplatten) (*Periplaneta*).

II. Tergite, stark entwickelt, sitzen breit den Sterniten auf, die laterale Verbindungshaut ist rinnenförmig unter den ersten verborgen; fast allgemein sind die Sternite beweglicher; es kommt abwechselnd beiderseitige Annäherung und Entfernung der Tergite und Sternite zustande. Als Untertypen werden unterschieden (Fig. 28):

A. Odonaten: bei gleichbleibender Länge des Abdomens erheben sich bei der Exspiration die engen Sternite bedeutend, die Flanken bewegen sich einander entgegen, der Rückenkamm wird auffälliger (*Libellula*, *Aeschna*, *Agrion*).

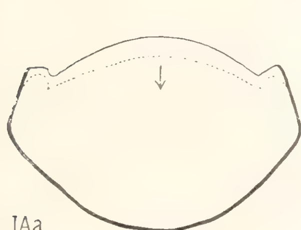
B. Dipteren: die verschieden breiten Sternite steigen mächtig auf, die Tergite sinken etwas herab oder gar nicht, die Flanken werden genähert; zuweilen ändert sich auch die Längsachse des Abdomens (*Calliphora*, *Lucilia*, *Eristalis*, *Tabanus*, *Asilus*, *Tipula*). — Von den Hymenopteren *Chrysis*.

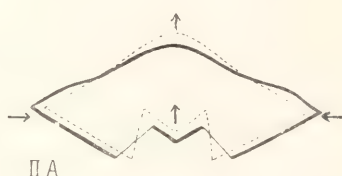
C. insbesondere Hymenopteren: die Rinne der Verbindungshaut ist sehr tief, bei der Exspiration werden nicht nur die Tergite und Sternite einander genähert, sondern auch das Abdomen stark verkürzt (*Vespa*, *Apis*, *Bombus*, *Anthophora*). — Weiter aber auch *Phryganea*.

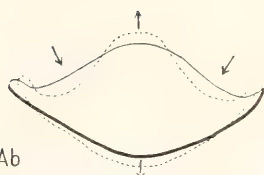
D. Orthopteren (Forficuliden?) (und Acrididen): die Tergite reichen weit über die Sternite herab, bei der Exspiration werden die Sternite stark gehoben, die

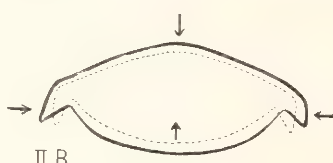
Tergite etwas gesenkt, die Flanken etwas einander genähert; die Längsachse des Abdomens bleibt konstant (*Stetheophyma*, *Stenobothrus*; Dermaptera?).

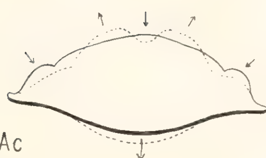
III. Die laterale Verbindungshaut der Tergite und Sternite ist an den Flanken frei sichtbar und mächtig entwickelt; die Ter-

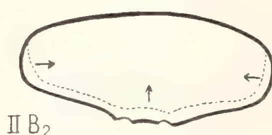


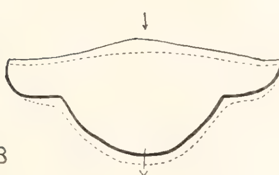


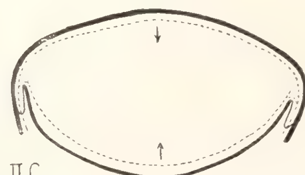


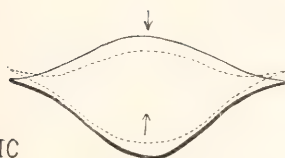












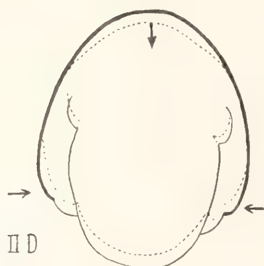


Fig. 27. Fig. 28.

Fig. 27. Schema der Atemverschiebungen des Abdomens im Querdurchschnitte. I. Typus nach PLATEAU (247). S. Fig. 28 und 29, sowie den Text.

Fig. 28. Schema der Atemverschiebungen des Abdomens im Querdurchschnitte. II. Typus nach PLATEAU (247). S. Fig. 27 und 29, sowie den Text.

gite und Sternite nähern sich einander abwechselnd und werden voneinander entfernt, die Verbindungshaut wird eingestülpt und kehrt in ihre Ruhelage abwechselnd zurück: von den Orthopteren die Locustiden, weiter die Neuropteren, die Lepidopteren.

Schon aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß zwischen nahe verwandten Insektengruppen gewaltige Unterschiede im Atmungsmechanismus bestehen können (s. z. B. die Locustiden und Acrididen). Nach Plateau entscheidet hier in erster Reihe die Struktur der Abdominalsegmente und die Anordnung der Muskeln; man kann nach diesen mit großer Wahrscheinlichkeit die Art der Atembewegungen vorhersagen.

Im speziellen Teile werden die Atemmechanismen eingehend behandelt, während wir uns hier auf die Hervorhebung der wichtigsten Ergebnisse beschränken, auch auf Grund der seit Plateaus Untersuchungen durchgeführten Arbeiten.

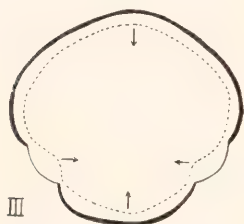


Fig. 29. Schema der Atemverschiebungen des Abdomens. III. Typus bei Sphinx nach Plateau (247). S. Fig. 27 und 28, sowie den Text.

Am meisten wird bei der Mehrzahl der Insekten der vertikale Durchmesser während der Exspiration und Inspiration geändert. Bei den Syrphiden werden aber sämtliche Durchmesser merklich geändert. Die Länge des Abdomens bleibt fast konstant z. B. bei Libellenimagines, Blattiden, Locustiden, Acrididen und einigen Hymenopteren; Plateau hat nachgewiesen, daß die bei flüchtiger Betrachtung oft auffällige Aenderung der Hinterleibslänge durch bogenförmige Oscillationen des Abdomens in toto vorgetäuscht wird (s. Hydrophiliden etc.). Aber ganz sicher oscilliert die Hinterleibslänge bei den Phryganiden (wenigstens bei mächtigen Atemzügen) und einigen Hymenopteren (auch bei *Cicindela*, auch Syrphiden). Größere Aenderungen des queren Durchmessers werden bei Locustiden und Planipennien angetroffen (auch Syrphiden).

Während meistens die Tergite an den Exkursionen beteiligt sind, überwiegen bei den Libelluliden und Lepidopteren die Sternitenbewegungen, ebenfalls bei *Aphrophora*; sie sind auch bei vielen Dipteren und einigen Orthopteren groß; über schwächere Sternitenbewegungen bei überwiegender Tergitenatmung s. oben.

Die Atembewegung pflegt nach Plateaus Ermittelungen in den sämtlichen Abdominalsegmenten bei den meisten Insekten gleichzeitig zu erfolgen (Libellen, Blattiden, *Panorpa*, Phryganiden, Dytisciden, Lamellicornier usw.); wo sie wellenartig über die Tergitenreihe fortzuschreiten scheint, wird dies oft nur durch gleichzeitige Bewegungen des Abdomens in toto vorgetäuscht (Hydrophiliden, Lamellicornier). Doch Plateau selbst gibt an, daß ganz ausgeprägt wellenförmige Atembewegungen bei *Tipula* (Dipteren) vorkommen, wo zu gleicher Zeit die proximalen Segmente exspirieren, die distalen inspirieren und umgekehrt (ohne

Zweifel würde durch diese Art der Atembewegung eine außerordentlich ausgiebige Tracheenventilation zustande kommen). Auch bei den Locustiden ist die Wellenbewegung merklich, indem die distalen Hinterleibssternite der Bewegung der proximalen voraneilen. Bei *Chrysopa* verläuft die Atembewegung wellenförmig (progressiv), bei *Sialis* ebenfalls (gegenüber der nahe verwandten *Panorpa*); s. auch bei Lepidopteren und *Nepa*; für die Coccinelliden wird von PLATEAU der wellenartige Verlauf nur bei der Inspiration angegeben. Es läßt sich bisher nicht sagen, inwieweit hier wesentliche Unterschiede vorliegen; denn nach PLATEAU erscheinen bei mit Eiern gefüllten *Carabus*-Weibchen ebenfalls wellenartige Atembewegungen gegenüber der Norm.

Die Größe der Amplitude der Atemzüge ist in den verschiedenen Segmenten ungleich; meistens stehen da die proximalen Segmente im Vordergrund (das erste Segment aber vollführt gewöhnlich kleinere Exkursionen als die folgenden); doch können bei den Hymenopteren die distalen Segmente sich mächtiger bewegen als die proximalen. Bei den Staphyliniden sind bisweilen nur am ersten Abdominalsegment die Atembewegungen merklich — während bei den Carabiden 7 proximale Segmente daran teilnehmen.

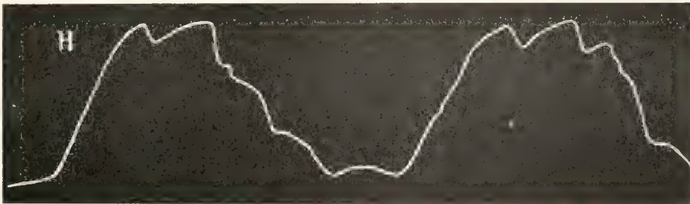


Fig. 30. Atembewegungen von Oryctes unter ungünstigen Bedingungen: es wurden die Elythren ganz entfernt; das freie Abdomen vollführt mächtige Exkursionen, wodurch die Registrierung des Atemrhythmus gestört ist.

Die Form der Tergite oder Sternite bleibt während der Atemzüge entweder unverändert, indem sie sich in toto senken oder erheben, aber es kommen auch verschiedene Gestaltänderungen derselben vor, was wohl in erster Reihe durch die Art der Verbindung zwischen Tergiten und Sterniten resp. die Beschaffenheit der Verbindungshaut, die Insertion der Atemmuskeln usw. bedingt ist (s. z. B. Coccinelliden, Cerambyciden, Locustiden, Acrididen).

Mit den eigentlichen das Abdomeninnere verengernden und erweiternden Atembewegungen kombinieren sich höchst verschiedenartig Oscillationen des Abdomens als Ganzen (s. schon oben u. Fig. 30 u. 31): wenn diese letzteren synchron mit den Atembewegungen erscheinen (z. B. *Onthophagus*), bedingen sie eigentümliche Veränderungen des Verlaufes der Atemzüge (insbesondere wellenartiges Aussehen desselben). Oft zeichnen sie sich aber durch einen anderen eigenen Rhythmus aus (Larven sowie Imagines von Libellen, Locustiden, Acrididen, Planipennien, Dipteren, Hydrophiliden, Lamellicornier);

zuweilen erscheinen sie erst nach der Fixation des Tieres (z. B. Lepidopteren) oder am nicht-normalen Tiere, s. *Nepa*. Bei den Elateriden oscilliert nur das Ende des Hinterleibes. Ob ihnen irgendwelche Bedeutung bei der Respiration zukommt, ist unsicher. Wir werden weiter noch Gelegenheit haben, auf verschiedene rhythmische Bewegungen, insbesondere der Wasserinsekten, hinzuweisen.

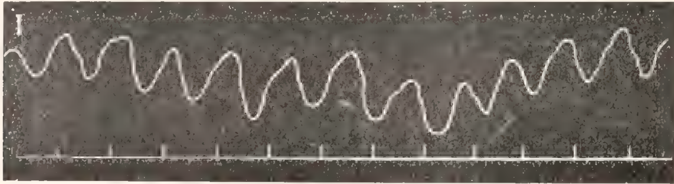


Fig. 31. Atembewegungen von Oryctes unter günstigen Bedingungen; es wurde in den Elythren nur ein kleines Loch angebracht, das Abdomen führt kleine Exkursionen aus, die Registrierung des Atemrhythmus wird dadurch nicht gestört.

Aber die Atembewegungen sind nicht nur auf das Abdomen beschränkt, ja es scheint, daß ein solcher Fall, von PLATEAU bei Locustiden hervorgehoben, eher eine Ausnahme ist. Während aber PLATEAU die Thoraxbewegungen nur als Folge der Abdomenbewegungen auffaßt, ja sogar keine Muskeln im Thorax findet, welche eigene Verschiebungen der Thoraxteile vollführen könnten, gibt CAMERANO (39, 40) mit allem Nachdruck an, daß auch ganz selbständige Thoraxatembewegungen angetroffen werden, völlig unabhängig vom Hinterleibe (s. Hydrophiliden und andere Coleopteren): ja CAMERANO geht so weit, daß er die Thoraxbewegungen sogar für primär erklärt, indem sie nach Isolierung stärker als am Abdomen erscheinen. Es bewegen sich da entweder alle Thoraxabschnitte, oder nur Meso- und Metathorax (s. auch PLATEAU bei Blattiden, Elateriden, Lamellicorniern), oder nur Metathorax (Dermapteren, Carabiden, Dytisciden, s. CAMERANO); HEINEMANN berichtet sogar auch von Atembewegungen des isolierten Prothorax des Cucuyo. Bei den Staphyliniden erkennt auch PLATEAU an, daß die Atembewegungen vorwiegend nur auf Meso- und Metathorax, oder Metathorax und erstes Abdominalsegment beschränkt sind. Siehe auch die oben (p. 379) angeführten Beobachtungen von LANDOIS an Fliegen. — Uebrigens hat schon TREVIRANUS (bei der Biene) und BURMEISTER (36, *Melolontha* u. a.) über die Ventilation des Thorax während des Fluges oder nur während der Kontraktionen der Flugmuskeln berichtet.

Was die Natur der Atemzüge betrifft, so läßt sich insgesamt die Exspiration als aktives, durch Muskeltätigkeit hervorgebrachtes Geschehen erklären, während die Inspiration gewöhnlich als passiv (durch geweckte Elastizitätskräfte der bezüglichen Körperabschnitte) zustande kommende Rückkehr in die (inspiratorische) Ruhelage erscheint (z. B. Libellen, Blattiden, Locustiden etc.). Doch es kommen in verschiedenen Insektengruppen auch spezielle Inspirationsmuskeln vor, so daß die

Einatmung — z. B. der Acrididen, Phryganiden, Hymenopteren — aktiv hervorgebracht wird. Nach MATULA (199) sind auch die Inspirationen der Libellenlarven wenigstens teilweise aktiv (diesem Umstande sind vielleicht auch die verschiedenen Einstellungen der Sternite in den Pausen zu verdanken, die wir zuweilen beobachtet haben, s. BABÁK, 5).

Auf Grund der bisherigen Untersuchungen läßt sich eine vergleichende Analyse des einzelnen Atemaktes nicht durchführen, da man hierzu eine genaue Registrierung bei mehr Repräsentanten brauchen würde, als sie bisher stattgefunden hat. Nur folgende Beispiele wollen wir auswählen.

Bei *Hydrophilus* (PLATEAU, 247) verläuft die Exspiration jäh, die Inspiration ist gedehnter, in fortschreitendem Abnehmen begriffen; ähnliches gilt von *Oryctes*, bei *Melolontha* sollen die beiden Phasen fast gleich sein. BABÁK und FOUSTKA (7) haben bei Libellenlarven ebenfalls die Exspirationsphase steiler gefunden. Bei *Gryllus campestris* ist die steile Exspirationsphase vom zweiten Drittel verlangsamt und erreicht unter kurzer starker Verzögerung den Wendepunkt, wonach die Inspiration zuerst rasch, dann langsam und endlich sehr verzögert verläuft; doch soll bei *Gryllotalpa* die Exspiration gedehnter als die Inspiration erscheinen, welche erst beim Uebergange in die Pause sich stark verzögert (REGEN). Es wären systematische Untersuchungen erforderlich, besonders zum Vergleiche der Tiere, die spezielle oder keine Inspiratoren besitzen. Man könnte sogar die Tiere, welche keine Inspiratoren besitzen, als höchst willkommenes Objekt benutzen, um den Verlauf der Expansionsphase oder der Tonusabschwächung der Exspiratoren zu erforschen.

In seiner neuen Arbeit weist BABÁK (5) nach, daß die sämtlichen Phasen des Atemzuges bei *Dytiscus* in Beziehung auf Amplitude, Frequenz, den allgemeinen Zustand des Zentralnervensystems usw. veränderlich sind.

Auf die Inspiration folgt gewöhnlich eine deutliche Inspirationspause (z. B. Blattiden, ruhige Hydrophiliden, Dytisciden etc.); diese kann bisweilen sehr lange andauern (s. Lepidopteren, wo in der Ruhe sehr seltene Atemzüge erfolgen, auch Dytisciden). Bei den Libellenlarven haben wir längere Atemstillstände in einer weit näher der Inspiration als der Exspiration liegenden Stellung sichergestellt, zuweilen in voller Inspiration, aber auch exspiratorische Pausen kommen vor, besonders nach Reizung. Es würde sich lohnen, die Untersuchungen systematisch fortzusetzen, da man bei den Tieren, wo nur Exspiratoren vorkommen, aus dem Verhalten des Inspirationsverlaufes über die Tonusinnervation der Atemmuskeln wichtige Aufschlüsse erlangen könnte (insbesondere bei Einwirkung verschiedener Faktoren).

Der Atemrhythmus kann besonders infolge großer Inspirationsphasen, wie eben angeführt, sehr langsam werden; aber bei gereizten Tieren (Hydrophiliden, Dytisciden usw.) tritt oft sehr frequenter, ununterbrochen Atemrhythmus hervor, bisweilen auch an ungereizten lebhaften Tieren (Hymenopteren usw.). Sehr ausgeprägt ist bei vielen Insekten die Gruppenatmung (Libellenlarven, Blattiden, Locustiden, Acrididen, Lamellicornier, Lepidopteren usw.).

Die Regulationsverhältnisse sowie die reflektorische Beeinflußbarkeit des Atemrhythmus sind eingehender eigentlich nur in Babáks (5—8) und Matulas (199) Untersuchungen an Libelluliden larven und *Dytiscus* berücksichtigt worden, für welche wir auf den speziellen Teil verweisen, dann in einigen Versuchen Babáks (5, 7) und teilweise auch in denen Regens (276) mit Aenderungen des Gasgehaltes des Mediums (s. Ephemeriden, Orthopteren, Lamellicornier). Die dyspnoische Atmung der Libellenlarven im sauerstoffarmen Wasser, die Apnoë im sauerstoffreichen geben Zeugnis von feiner Empfindlichkeit des Zentralnervensystems für die Sauerstoffversorgung ab, welche hier als Regulator des Atemrhythmus auftritt (nach Matula ist diese Regulationsfähigkeit nur auf das Cerebralganglion beschränkt). Wir haben diese Empfindlichkeit zur näheren Untersuchung des Lebensgeschehens in dem mit Sauerstoff reich oder ungenügend versorgten Zentralnervensystem durch Feststellung der Temperaturkoëffizienten des Atemrhythmus benutzt (s. Babák und Roček, 8). Die Kohlensäure tritt als Atemrhythmusregulator nicht auf (über die Einwirkung derselben s. unsere Versuche bei Libellen larven und Regens bei Orthopteren). — Bei den Dytisken scheint die chemische Atemregulation nicht oder nur sehr unvollkommen entwickelt zu sein (s. darüber im speziellen Teile). Ich glaube, daß es uns in Kürze gelingen wird, nachzuweisen, daß bei den Insekten ebenfalls wie bei den Amphibien die Entwicklung einer „chemischen Atemregulation“ in inniger Beziehung zu den Lebensbedingungen, der Beweglichkeit usw. der Tiere steht.

Auch bei positiven Ergebnissen über den Einfluß des verringerten und hohen Sauerstoffpartiardruckes auf den Atemrhythmus muß man im Auge behalten, daß eigentlich unmittelbar und also früher als die zentralen (besonders bei geschlossenen Tracheensystemen verhältnismäßig spät zustande kommenden) Aenderungen der Sauerstoffversorgung (dem Blute kommt im Gaswechsel der Tracheaten eine ganz untergeordnete Bedeutung zu) reflektorische Einflüsse des abgeänderten Mediums zur Geltung kommen können: Wasserstoff z. B. scheint kein indifferentes Gas zu sein, ausgekochtes oder sonst wie sauerstofflos gemachtes Wasser kann reizend einwirken. In gewissen, bisher nicht publizierten Untersuchungen haben wir nachweisen können, daß die Libellenlarven sehr fein auf den Sauerstoffgehalt des Mediums eingestellte Rezeptoren besitzen, welche bei Aenderung des Partiardruckes des Sauerstoffes im äußeren Medium fast unmittelbar den Atemrhythmus beeinflussen.

Ueber die von Matula gefundene eigenartige Beziehung der peripheren Organe (insbesondere der Vorderbeine) zur Tätigkeit der Atemzentren und des Zentralnervensystems überhaupt s. im speziellen Teile; Matula gibt weiter an, daß die vom übrigen Zentralnervensystem abgetrennten Abdominalganglien nur reflektorische Tätigkeit aufweisen, und ist sichtlich geneigt, den Atemrhythmus überhaupt als reflektorisch bedingt anzusehen, indem ihm der Kontakt der Hinterleibsspitze mit Wasser als Bedingung desselben gilt. Aber wir haben gesehen, daß auch außerhalb des Wassers ein regelrechter (allerdings abgeänderter) Atemrhythmus besteht, worüber sowie über andere Verhältnisse wir in Kürze eingehend berichten werden.

Auf der anderen Seite aber werden die Atembewegungen der Locustiden (Treviranus), Dytisciden (Babák, 5), wohl auch anderer Wasserinsekten unter Wasser fortgesetzt (bei den Dytisciden sogar auch nach Entfernung der Flügeldecken und Flügel). Die Atembewegungen dienen nämlich nicht nur der Lufterneuerung aus der Atmosphäre, sondern auch der Luftdurchmischung in den Tracheenstämmen.

Ueber die unter normalen Lebensverhältnissen stattfindenden Aenderungen des Atemrhythmus sind nur verstreute Einzelberichte vorhanden, s. oben bei Rathke, dann über die Atemeinstellung während des Fluges bei *Melolontha* (s. speziellen Teil und oben Burmeister), über die Vorbereitung zum Fluge ebenda und bei *Dytiscus*; s. weiter die Hymenopteren (spezieller Teil).

Außerordentliche Empfindlichkeit des Zentralnervensystems gegenüber Sauerstoffmangel haben wir (bisher nicht publiziert) bei den Hymenopteren sichergestellt, ebenfalls bei *Lepisma*, *Lucanus*; s. aber demgegenüber *Dytiscus* (Babák, 5) und Acrididen (spezieller Teil).

Was die Beziehung der einzelnen Abteilungen des Zentralnervensystems zu den Atembewegungen betrifft, so scheint es, daß diejenigen Ganglien, zu welchen die afferenten und von welchen die efferenten Bahnen der ventilierenden (Abdominal-)Segmente verlaufen, zugleich auch als (lokale, primäre) Atemzentren tätig sind, doch besitzen auch die (proximalen) Abschnitte des Zentralnervensystems, als höhere oder regulierende Atemzentren vielfachen Einfluß, auf diese primären Zentren. Allgemeine Angaben lassen sich bei der bisherigen kleinen Zahl der diesbezüglichen Untersuchungen nicht formulieren, so daß wir uns nur auf einige Beispiele beschränken wollen, die klarer sind.

Isolierte Abdomina von Orthopteren (*Decticus*, Acrididen), Larven und Imagines von Libellen, Coleopteren (*Dytiscus*, *Pyrophorus*, *Hydrophilus*), Hymenopteren (*Bombus*, *Vespa*), ja sogar isolierte Teile des Abdomens bei Libellenlarven und distale Segmente des *Hydrophilus* können Atembewegungen aufweisen (bei *Dytiscus* aber vielleicht nur auf Reizung, s. den speziellen Teil). Zuweilen findet sich das metathorakale Ganglion in intimer Beziehung zu den Abdomenbewegungen, wohl infolge seiner oft unmittelbaren Nachbarschaft mit dem ersten Abdominalganglion; aber es wird von Faivre (88, 89) auf seine funktionellen Beziehungen (als Zentralorgan der Schwimmbewegungen — s. den speziellen Teil) zu den Atembewegungen Gewicht gelegt. Es scheint, daß die einzelnen Abdominalganglien keine gleiche Bedeutung für die Atemtätigkeit des Abdomens als Ganzen besitzen (s. z. B. bei *Hydrophilus*, Libellenlarven).

Auch die isolierten thorakalen Ganglien, soweit dem Thorax Atembewegungen zukommen, sind als lokale Atemzentren anzusehen [*Melolontha*, *Dytiscus*, *Hydrophilus*, *Carabus* nach Camerano (39, 40); *Pyrophorus* soll nach Heinemann (133) sogar am isolierten Prothorax Atembewegungen aufweisen]. Ueber die Beziehung des prothorakalen Ganglions zu den Atembewegungen des Abdomens s. auch bei *Decticus*, *Dytiscus*, *Melolontha* im speziellen Teile. Höchst bemerkenswerte Bedeutung hat dasselbe bei Libellen-

larven (s. Matula, 199); über meso- und metathorakales Ganglion s. Contejean (53) bei *Decticus* (spezieller Teil).

Das Unterschlundganglion kann ebenfalls eine Wirkung auf die Atembewegungen ausüben (s. *Decticus*, *Dytiscus* im speziellen Teile). Gewöhnlich wird es in den Experimenten zugleich mit den Hirnganglien bei der Dekapitation entfernt.

Nach der Dekapitation werden insgesamt die Atembewegungen fortgesetzt (hier und da nach einer Einstellung), sogar angeblich normal (*Oryctes*, erst später sind sie verlangsamt, aber stark — *Apis*); eine Beschleunigung (und sogar auch Vergrößerung) wird für Libellenlarven angegeben; bei *Dytiscus* gibt Plateau (247) eine kleine Amplitude, aber eher eine Beschleunigung an; Babák (5) hat eine auffallende Beschleunigung durchweg verzeichnet. Verkleinerung und Seltenerwerden der Atemzüge soll bei *Decticus*, *Gryllus*, *Hydrophilus*, Lepidopteren vorkommen; bei *Gryllotalpa* Unregelmäßigkeiten. Auch Musciden atmen nach der Köpfung weiter. Bei der Reizung der Hirnganglien hat Contejean bei *Decticus* beschleunigte Atmung gesehen. (S. die betreffenden Abschnitte im speziellen Teile.) Die eingehende Bearbeitung der funktionellen Differenzierungen der einzelnen Abschnitte des Zentralnervensystems bei den Insekten verspricht eine vielseitige Bereicherung der allgemeinen Nervenphysiologie zu bringen.

Weiteres über die Bedeutung der Stigmenapparate.

Die Hauptbedeutung der Verschlußmechanismen könnte man weit eher als in der Luftbeförderung in die Tracheenkapillaren (s. oben) in ihrer Schutztätigkeit erblicken: allerdings werden gegenüber Flüssigkeits- oder Staubeindringen gewöhnlich schon die Chitinhaare und Chitinborsten ausreichen, die man oft in starker Entwicklung und reusenförmiger etc. Anordnung an den Stigmenrändern usw. vorfindet. Schon Treviranus hat gesehen (s. oben), wie die aus dem thorakalen Stigma einer im Wasser atmenden Heuschrecke hervorquellende Luftblase sich synchron mit den Atembewegungen verkleinerte und vergrößerte, es bestand hier also unter Wasser kein vollständiger Stigmenverschluß; s. auch Newports sowie Babáks Beobachtungen an *Dytiscus*. Bei den wasserlebenden Larven von *Dytiscus* sind sämtliche Stigmenpaare offen, bei den proximalen genügt die Feinheit der Oeffnung, um einen Wassereintritt zu verhindern. (S. im speziellen Teil.)

Die Verschließung würde also gleichsam eine höhere, regulierbare Schutzeinrichtung vorstellen.

Landois (170) gibt an, daß „schädliche Gase“, unter denen er aber Sauerstoffgas (!) und Ozon anführt, in die Tracheen nicht eingelassen werden. Dies könnte man höchstens für direkt reizende Gase und Dämpfe erwarten; doch werden die diesbezüglichen Experimente von Landois nicht eingehender beschrieben. Milne-Edwards (212a) berichtet, daß reizende Dämpfe den Stigmenverschluß hervorbringen; er hat „charançons“ und andere „schädliche Insekten“ in der mit „acide sulfhydrique“ vermengten Luft länger der Asphyxie widerstehen sehen, wenn viel von diesem schädigenden Agens darin enthalten war, weil sich dann die Stigmen verschlossen und die Tiere von der im Tracheensystem enthaltenen Luft ihr Leben fristen konnten; wenn aber in der Luft nur geringe Mengen des schädlichen Stoffes

enthalten waren, wurde die Ventilation des Tracheensystems fortgesetzt und so das Tier bald vergiftet. LANGENDORFF (175) hat in seinen Versuchen an *Melolontha* bei Einwirkung von Zigarrendampf eine Vermehrung und Vertiefung der Atemzüge gesehen, endlich Atemeinstellung; bei Chloroformwirkung zuerst Atemeinstellung, dann periodische Atmung; allerdings läßt sich nicht sicher sagen, wie sich die Stigmenapparate dabei verhielten, aber höchstwahrscheinlich blieben sie offen. — Die Mückenlarven (BABÁK, 6) halten ihre Atemröhren beim Kontakte mit der Wasserstoffatmosphäre wahrscheinlich verschlossen.

RÉAUMUR (268) berichtet über leicht zu beobachtende Bewegungen der Verschlußapparate bei den soeben verpuppten Lepidopteren, insbesondere im Wasser. LAMPERT (168) erklärt die außerordentliche Widerstandsfähigkeit der verschiedenen Tracheaten (Schaben, Spinnen, Larven des Speckkäfers, der Blattwespen, Mehlwürmer — aber auch Asseln) gegenüber Formaldehyddämpfen dadurch, daß die Tiere ihre Stigmen geschlossen haben, was allerdings nur bloße Hypothese ist, da er keine direkten Beobachtungen angestellt hat. Aehnliche Ergebnisse hat SLINGERLAND (314) an Larven und Imagines erhalten. Bei *Lucanus cervus* sah GRIFFITH (114, p. 229) noch nach 6 Tage lang dauerndem Aufenthalte in einer mit 60 Proz. Chlorwasserstoff beschickten Atmosphäre das Leben bestehen, bei vielen Insekten bei 40—70 Proz. Kohlendioxyd. SOLOWIOWS (317) Berichterstattung über die Einwirkung des „Schwefeldampfes" etc. ist nicht gut verständlich („der Sauerstoff hat auf die Puppen von *Vanessa* keine schädliche Wirkung"). — HALL (124) hat *Dytiscus marginalis* in höchst unreinem Wasser eines Gasreservoirs in voller Gesundheit lebend angetroffen und berichtet über *Dytiscus* und andere Coleopteren in Salz- oder Brackwasser. — Auch NEWPORT (227) hat vergleichende Versuche über das Leben der Insekten in Wasserstoff, Kohlenoxyd, Kohlendioxyd usw. angestellt.

Mit der Eindringung kleiner Körperchen und Fettkügelchen in den Tracheenapparat der Wasserinsekten hat sich PORTIER (257) neuerdings beschäftigt (s. auch bei den Dipteren im speziellen Teile), nachdem früher schon MALPIGHI, SPALLANZANI, RÉAUMUR, in der Neuzeit auch LAVERAN die Wirkung von Fettsubstanzen auf die Stigmen verfolgt hatten. Bei durchsichtigen Larven läßt sich das Eindringen von gefärbtem Fett (mit Sudan III, Cyanin, Alcanin) und überhaupt von Stoffen, durch die die Chitinoberfläche benetzt werden kann (Seifenwasser, Kohlenstoffe etc.), in die Tracheen bis in die Tracheenkapillaren beobachten, ohne daß der Schutzapparat es verhindern könnte. Die Benetzung der Raupen mit Olivenöl (MALPIGHI usw.) verursacht eine rasche Tötung derselben (in 4—5 Minuten, während sie unter Wasser tagelang leben). Demgegenüber bleiben die Larven von *Dytiscus*, die mit ihrem ventilierenden Körperende oft die verunreinigte Wasseroberfläche berühren, am Leben, solange die „Sicherheitskammer" verschlossen ist, und das Tier entfernt dann das Oel von seiner Körperoberfläche. Wird das Oel aber in das Innere der stigmatischen Vorkammer gebracht, so verbreitet es sich weiter, ohne allerdings bei kleiner Menge die Stigmenöffnung zu verstopfen; eine größere Oelmenge dringt in die Tracheen ein, durch heftige Exspirationen („Husten") versucht das Tier das Oelsäulchen auszuwerfen, doch dringt dasselbe bei den Inspirationen immer weiter; indem sich aber das Oel über die Tracheenoberfläche verbreitet, wird das Lumen der Luftröhrchen wieder durchgängig. Bei den Landinsekten soll das Oel das Tracheenlumen verstopfen. (S. bei Wassercoleopteren im speziellen Teile.) Ueber die weiteren Schicksale der in die Tracheen eingeführten Flüssigkeiten und mit den letzteren vermengten festen Körperchen (Karminteilchen, Ruß, Hefezellen, Bakterien etc.) s. das Original. — S. auch GRATACAP (111).

Nach BURMEISTER (36, p. 423) können Käfer, die 12 Stunden in Weingeist gelegen hatten, herausgenommen, wieder vollkommen sich erholen, während, wenn man die Insekten eine mit Dämpfen verrauchenden Weingeistes geschwängerte Luft

atmen läßt, zwar eine langsamere (etwa nach einer halben Stunde sich einstellende) aber definitive „Erstarrung“ hervorgebracht wird.

Die von LANDOIS angeführte Tätigkeit der „Verschlußmechanismen“ beim Fluge ist bisher zweifelhaft. Der Autor weist auf das gesteigerte Atmungsbedürfnis während des Fluges hin; er meint, daß die gutfliegenden Insekten die große Menge ihrer blasenartigen Tracheenerweiterungen kurz vor dem Fluge mit Luft füllen, und zwar gerade mit Hilfe der Stigmenverschlüsse, um auf diese Weise ein Reservoir für die gesteigerten Atembedürfnisse zu bilden; es sollen nämlich nach dem Eintreten der Luft durch die geöffneten Stigmen diese geschlossen und der Luftinhalt der Tracheen durch die Respirationsmuskeln etc. in die Tracheenblasen gezwängt werden (über die Tracheenblasen s. weiteres Kapitel).

Wir wollen keinesfalls leugnen, daß sich die Stigmenvorrichtungen an der Tracheenventilation beteiligen, aber wir vermissen eben genaue Erfahrungen darüber. Unsere Beobachtungen an Dytisken haben gezeigt, daß Atembewegungen bei verschiedengradig gefülltem Abdomen vor sich gehen können. Es sind eben systematische Untersuchungen darüber vonnöten.

Luftsäcke.

Blasen- oder sackartige Erweiterungen der Tracheen haben schon seit geraumer Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt (SWAMMERDAM bei *Geotrupes*, HUNTER bei *Apis* usw.; MALPIGHI läßt die Abdominalluftsäcke der Schmetterlinge aus dem Munde, RÉAUMUR von der „trompe“, die Luftsäcke der Fliegen [„poulmons“] von den Stigmen des „corcelet“ aus mit Luft sich füllen). Man findet sie bei Coleopteren, Orthopteren, Hymenopteren, Dipteren usw. vor, besonders im Abdomen und im Thorax. RATHKE (265a) gibt an, daß die zahlreichen im Hinterleibe der Libellen befindlichen weiten Luftröhren, angestochen, zusammenfallen, dagegen bei den Gryllen bestehen bleiben, weil daselbst starke Spiralfäden verlaufen (nach der Zusammendrückung dehnen sie sich wieder aus); er nennt eigentlich nur die zuerst angeführten Gebilde „Luftsäcke“. Bei den Acridien findet er Uebergänge zwischen den beiderlei Gebilden. Die Luftsäcke, deren Wand nur aus einer äußerst feinen Haut ohne eine Spur von Spiralfaden besteht, können sich, wenn sie durch Luft etwas stärker ausgedehnt worden waren, nach dem Aufhören des Druckes partiell entleeren. — Es ist mir keine neuere systematische Arbeit über den Bau der Luftsäcke usw. bekannt.

NEWPORT (230) gibt an, daß die lebendigsten „Neuropteren“ sehr zahlreiche und geräumige Luftsäcke aufweisen, insbesondere die Libellen, im Vergleiche mit den Ephemeriden, Sialiden u. a.; bei den Coleopteren kommen nach ihm diese Gebilde nur bei fliegenden Arten vor, und zwar wiederum je nach dem Betrag der Flugtätigkeit verschieden ausgebildet (bei den flügellosen Carabiden fehlen sie); das gleiche soll für Lepidopteren gelten, wo insbesondere die beweglicheren Männchen damit ausgestattet sein sollen, sowie bei den Orthopteren. Das fliegende Männchen von „the common glow-worm“, welches das flügellose Weibchen aufsucht, besitzt allein die Luftsäcke, ähnliches soll auch bei *Geometra brumaria* der Fall sein. Die larvalen Stadien sollen durchaus „simply tracheal respiratory organs“ besitzen, erst bei der

Verpuppung beginnen sich gewisse Tracheenbezirke auszudehnen. (NEWPORT hat dies bei *Sphinx* eingehender verfolgt.) Nach MILNE-EDWARDS (212a) besitzen in der Regel die größtenteils schwerfälligen Orthopteren nur „tubulöse" Tracheen, und ähnliches soll auch für wenig bewegliche oder nicht fliegende Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren gelten; die Neuropteren und die Mehrzahl von Hemipteren, Coleopteren und Apteren sind arm an Luftsäcken; bei den Coleopteren werden sie nur bei Lamellicorniern, Buprestiden und Dytisciden angeführt (DUFOUR). Auch BERLESE (20, p. 817) u. a. führen an, daß die Luftsäcke nur bei ausgebildeten Tieren und vorwiegend bei ausgezeichneten Fliegern sich vorfinden, Demgegenüber muß darauf hingewiesen werden, daß z. B. DUFOUR (69) bei den parasitisch lebenden Pupiparen, deren Flügel häufig gänzlich verkümmert sind, weite thorakale Luftsäcke ähnlich denen bei *Hippobosca equina* beschrieben hat; s. ferner die Verhältnisse bei *Eristalis*-Larven und anderen Dipterenlarven, sowie weiter unten über Donacien- und *Ptychoptera*-Larven usw., auch über die Tracheenerweiterungen bei den Myriapoden (HAASE, 117). Vom vergleichend-anatomischen Standpunkte aus läßt sich also die funktionelle Bedeutung der Luftsäcke schwer klarlegen; es kann sich um sehr verschiedene Bedeutung der letzteren handeln, so daß nur direkte physiologische Untersuchungen darüber entscheiden können.

Die Menge von Luftsäckchen ist zuweilen außerordentlich groß: so gibt LANDOIS (170) beim Männchen von *Melolontha vulgaris* die Anzahl derselben auf etwa 550 an, wobei vielen davon ein Durchmesser von 2 mm zukommen soll; PACKARD hat bei *Melanoplus ferrum-rubrum* nur im Kopfe 53 gezählt. Neuerdings beschreibt ALT (1a) eingehend die gewaltigen Luftsackkomplexe im Thorax sowie im Abdomen von *Dytiscus*, denen gegenüber diejenigen des Maikäfers „keine Einheit bilden, sondern im Grunde zahlreiche kleine Zweige einer Haupttrachee darstellen, die blasig aufgetrieben sind" (s. Fig. 32 und 33).

HUNTER und auch NEWPORT (230) haben auf Grund von vergleichenden Betrachtungen die Ansicht ausgesprochen, daß vermittelst

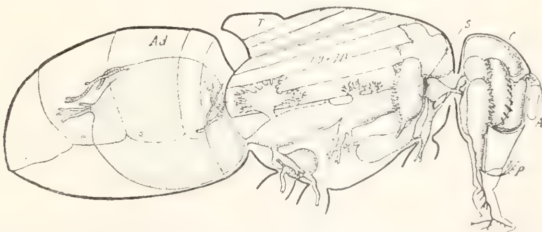


Fig. 32. Die bedeutendsten Luftsäcke von der Hausfliege (aus BERLESE, 20, nach DA HEWITT). *S* Das vordere thorakale Stigma.

der Tracheensäcke das spezifische Gewicht des Insektenkörpers verändert werden kann. NEWPORT hat es dann versucht, nicht nur aus dem Vergleiche der fliegenden Wirbeltiere (Vögel) und Insekten Aufschlüsse über die Bedeutung der Luftsäcke zu gewinnen, sondern auch direkte Beobachtungen über die Tätigkeit der

letzteren anzustellen. Wenn sich ein durch 24 Stunden in ganz beschränktem Raume eingeschlossener *Geotrupes stercorarius* zum freien Fluge anschickt, so vollführt er nach einer raschen Lokomotion etwa 40 Respirationen in einer Minute, stellt dieselben dann ein, entfernt die Elytren etwas voneinander, ohne sie zu erheben, atmet von neuem immer rascher bis 120mal in einer Minute und hört mit der Respiration erst unmittelbar vor dem Abfluge auf: das Abdomen wird immer stärker vergrößert — dies sowie die Expansion der Flügel

Fig. 33. Das Innere von Meso- und Metathorax von *Dytiscus marginalis* nach der Eröffnung von der Seite (zweiter Sagittalschnitt, nach ALT, 1a), um insbesondere den Verlauf des großen Luftsackes II_1 und seiner Zweige zu zeigen. Derselbe liegt am zweiten Stigma im Metathorax, verbindet sich mit dem proximalen Luftsacke bei I_7, seine Verzweigungen sind II_1a, II_1b, II_1c, II_1d usw. und distal verbindet er sich mit dem ersten Abdominalstigma.

wird von NEWPORT eben durch die forcierte Atmung erklärt. Durch diese Vergrößerung des Körpervolumens zusammen mit der stärkeren Wärmeentwicklung soll nun das spezifische Gewicht verkleinert werden. — Auch MILNE-EDWARDS (212a, p. 169) und KRANCHER (158) haben ähnliche Vermutungen über die Bedeutung der Luftsäcke geäußert. Doch die Verringerung des spezifischen Gewichtes würde auch in dem Falle, daß der Luftinhalt der Tracheensäcke beträchtlich hoch temperiert wäre, ganz unbedeutend sein.

Zur „Erleichterung“ der einzelnen Körperteile bei ungeschmälerter Festigkeit der Struktur können allerdings die pneumatischen Räume weitgehend beitragen, wie es schon Newport für die mächtigen Mandibeln und überhaupt den Kopfabschnitt der Männchen von *Lucanus cervus* hervorgehoben hatte (230, p. 419).

Man könnte noch eine Möglichkeit anführen in betreff der soeben erwähnten Bedeutung der Luftsäcke: der Körper des Insektes könnte dadurch spezifisch leichter gemacht werden, daß die in den Tracheen und besonders in den mit nachgiebigen zarten Wänden ausgestatteten Luftsäcken enthaltene Luft durch eine extreme Inspirationsstellung verdünnt würde (bei geschlossenen Stigmen). Doch diesbezüglich liegen gar keine Tatsachen vor, und der Gedanke ist überhaupt unwahrscheinlich, da einerseits bei der überwiegenden Mehrzahl der Insekten gar keine Inspiratoren bestehen, welche diese aktive beständige Ausdehnung des Abdomens etc. durchführen könnten (es sei denn, daß hier besondere Einrichtungen angebracht wären, s. weiter unten bei Donacien), andererseits aber kommt wohl auch kein hermetischer Verschluß der Stigmen vor.

Am meisten stellt man sich vor (z. B. Landois), daß die Luftsäcke Reservoire sind, welche vor dem Fluge prall mit Luft gefüllt werden und der gesteigerten Atemtätigkeit der Gewebe während des Fluges dienen. Tatsächlich pflegt der Grad der Füllung dieser Gebilde zuweilen merkwürdig zu sein: Pagenstecher (239) erzählt, daß ein Maikäfermännchen nach gepflogener Begattung beim Zerdrücken wie ein gefülltes Bläschen knallt — in solchen Fällen müßte man auch außerordentlich präzise Verschlußmechanismen an den Luftsäcken oder Stigmen auffinden.

Für die Sauerstoffspeicherungsaufgabe der Tracheensäcke könnte man auch die Erfahrungen anführen, welche an im Wasser lebenden Tracheaten von verschiedenen Autoren gemacht worden sind: so



Fig. 34. Verbindung der segmentalen Tracheensäcke bei der Larve von *Ptychoptera* (s. bei Dipteren) 150 mal vergrößert (aus Miall, 207, nach Grobben). Die obere Figur zeigt am Querschnitte des Sackes den Mechanismus seiner Erweiterungs- und Kollabierungsfähigkeit.

z. B. werden von Macgillivray (189) bei den Donacienlarven an den erweiterten Tracheen besondere Muskeleinrichtungen beschrieben, die zur Expansion dieser Luftreservoire dienen sollen; s. auch die merkwürdig eingerichteten Tracheenlängsstämme der *Ptychoptera*-Larven (Fig. 34) (diese Abhandlung, spezieller Teil; Grobben). Auch Alt (1 a), der die gewaltigen Luftsackkomplexe im Thorax und Abdomen von *Dytiscus* beschreibt, hält dieselben für Speicherorgane. Doch, wie auch Winterstein (368) hervorhebt, würde die aufgespeicherte Luft nur für kurze Zeit dem Atmungsbedürfnisse genügen.

Ueber die Art der Füllung der Luftsäcke liegen nur vereinzelte Bemerkungen vor. Marcel de Serres (193) hat für die „trachées vésiculaires“ die Behauptung aufgestellt, daß sie sich durch Tätigkeit eigener Muskeln rhythmisch zusammenziehen und erweitern (die Muskeln sollen sich an die „cerceaux cartilagineux demi-sphériques“ ihrer Wände anheften). Aber schon Suckow (323) hat das Vorhandensein solcher Muskeln geleugnet; die eventuell vorkommenden Bewegungen der „blasenförmigen Tracheen“ sollen nur passiv, hauptsächlich durch die Herztätigkeit

hervorgebracht werden. Dagegen aber behauptet wiederum Dufour (69), daß die Luftsäckchen der von ihm untersuchten Dipteren sich willkürlich aufblähen können, ebenso scheint Kunckel d'Herculais (160) bei den Syrphiden ein ähnliches Verhalten anzunehmen.

Bemerkenswert ist Janets (141d) Angabe, daß das erste Paar von Gasterstigmen bei *Myrmica rubra* direkt in die beiden großen abdominalen Luftsäcke führt; und so würde man bei systematischer Literatursichtung gewiß noch sehr zahlreiche morphologische Tatsachen entdecken können. Doch über die physiologische Bedeutung der Luftsäcke werden erst speziell gerichtete Untersuchungen Auskunft geben.

Ueber die „Tracheenlungen" von *Nepa* (Dogs, 63) s. Winterstein, Physikalisch-chemische Erscheinungen der Atmung, in diesem Handbuch, p. 108.

Andere Aufgaben des Tracheensystems.

Der Tracheenapparat soll nach manchen Entomologen auch für verschiedene Prozesse der Metamorphose spezielle Bedeutung haben. So gibt z. B. Kuwert (164) an, daß die Sprengung der Puppenhülle von *Deilephila* oder *Sphinx* dadurch bewirkt wird, daß große Mengen Luft in die Tracheeen und Luftsäcke des Hinterleibs aufgenommen werden, wodurch die Hinterleibssegmente in der Längsrichtung auseinandergetrieben werden; das Tier soll dann peristaltische Kontraktionen der Abdominalringe und seitliche bohrende Windungen des Hinterleibs zeigen, wodurch allmählich die Flügel ausgedehnt werden sollen. Er meint, daß vielleicht hierbei keineswegs eine eigene Tätigkeit vorliegt, sondern daß es möglich ist, daß die ausgehäuteten Tracheenschläuche gleich Ventilen zwar die Aufnahme von Luft in das Tracheensystem gestatten, aber die Ausatmung unmöglich machen; aus diesem Umstande ließe sich vielleicht auch die große Unruhe der Puppe vor dem Auskriechen des Schmetterlings erklären. Der Luftdruck im Tracheensystem soll so stark ansteigen, daß die ausgedehnten Luftsäcke des Thorax eine Menge von Blut in die Flügelrippen auspressen und dadurch die Entfaltung derselben gefördert wird; es können sogar die Flügeltracheen bersten. — Aber diese Auffassung wird von anderen abgewiesen; Gonin (108) erklärt die Entfaltung der Flügel aus ihrer Tasche durch den Zug der alten Raupenhaut usw.

Ueber die angebliche Rolle der Tracheen bei der Häutung der Ephemeriden und Dipteren s. Causard (45).

Bezüglich der Rolle der Tracheen resp. Tracheenblasen bei den Bewegungen des Rüssels der Dipteren s. z. B. Kraepelin (157).

Ueber die Verwendung der Atemluft zur Verschaumung der aus dem After sezernierten Flüssigkeit bei den Aphrophorinenlarven s. besonders Šulc (324).

Ueber die hydrostatische Bedeutung des Tracheensystems s. Kap. verschlossene Tracheensysteme, Dipteren usw. (auch Palmén, 240).

Im Anschluß an die Ventilation des Tracheensystems und die Atembewegungen wollen wir nur noch flüchtig auf die Stimmäußerungen der Insekten hinweisen, sofern dieselben durch Luftströme bedingt sind (in dieser Hinsicht verweisen wir auf die diesbezügliche Abhandlung in Bd. 3 dieses Handb.). Von den älteren Forschern hat besonders Burmeister (36, p. 509) das Brummen der Dipteren mit den rhythmischen Atembewegungen in Beziehung gebracht (nach dem Verkleben der Stigmen hört es auf usw.). Später hat Landois (170) diese Verhältnisse eingehend untersucht. Im ganzen ist er zu dem Schlusse gekommen, daß in diesen Fällen die Stimme durch den Exspirationsstrom hervorgerufen wird, was er durch die Strukturbedingungen der Stimmapparate erklärt; die Lautäußerung erscheint in Pausen, denen die Inspirationsakte entsprechen sollen. Nicht immer kommt die Lautäußerung zustande, sondern nur bei gewisser Menge und Schnellig-

keit der ausgeatmeten Luft, was das Tier nach Belieben regulieren kann. Bei den Fliegen können sogar die sogenannten Stimmbänder einander genähert oder voneinander entfernt werden.

Nach LANDOIS sollen die Halteren oder Schwingkölbchen der Dipteren nebst ihrer Aufgabe bei der Bewegung der Brummringe des Stimmapparates und ihrer Bedeutung für die Flugfähigkeit auch für die Ventilation des Tracheensystems wichtig sein, aber er gibt nichts Näheres an. In ähnlichem Sinne hat sich auch DUFOUR (69) ausgesprochen (die Entwicklung der Luftsäckchen bei Dipteren soll mit derjenigen der Schwingkolben in Beziehung stehen).

Die geschlossenen Tracheensysteme; Tracheenkiemen.

Das geschlossene Tracheensystem kommt bei Trichopteren-Larven, bei den Larven der wasserlebenden Hymenopteren, bei einigen wasserlebenden Dipterenlarven und Coleopterenlarven, bei jungen Larvenstadien von *Corixa* (Rhynchoten), bei *Hydrocampa*-Larven (Lepidopteren) u. a. und auch bei den jungen Entwicklungsstadien und einigen ausgewachsenen wasserlebenden Acarinen vor.

Ueber die Gasbewegung in den geschlossenen Tracheensystemen scheinen bisher nur Vermutungen vorhanden zu sein.

An erster Stelle muß hervorgehoben werden, daß die Tracheen zuerst ohne Gasgehalt sind und daß die „Luftblasen“ in denselben erst später allmählich erscheinen; dies kann, wie die Beobachtungen an Wasserlarven mit völlig geschlossenen Tracheensystemen lehren, ohne jede „Ventilation“ durch Stigmen zustande kommen, also wohl durch Gassekretion bedingt sein. Von den älteren Angaben abgesehen, finden wir darüber bei MIALL (207), p. 37, Bericht; s. auch SCHNEIDER (302) bei *Chironomus*-Larven; darüber sowie über den Gaswechsel der Tracheenkiemen s. WINTERSTEIN (378), p. 120.

Die Durchmischung des Gasinhaltes in den geschlossenen Tracheensystemen kann allerdings durch dieselben Kräfte zustande kommen, von denen bei den offenen Tracheensystemen die Rede war (p. 378), also durch allgemeine Körperbewegungen, bei denen die einzelnen Körpersegmente gegeneinander verschoben werden, direkte Muskelwirkungen (Zerrungen, Druck etc.) aus der Nachbarschaft der Tracheen, Herzpulsationen, Blutverschiebung. Spezielle Atembewegungen, durch die der Umfang der einzelnen Körpersegmente geändert würde, kommen nicht vor, sie werden nur bei offenen Tracheensystemen angetroffen. Es können aber andere Atembewegungen, nämlich diejenigen der gleich zu erwähnenden Tracheenkiemen (oder auch der eigentlichen Blutkiemen) entwickelt sein. Sonst bestehen aber keine spezifischen Mechanismen, sofern man solche aus den morphologischen Kenntnissen entnehmen kann, durch die irgendwelche regelmäßige, genau gerichtete Strömung der Luft in diesem Tracheensystem hervorgebracht würde.

Die geschlossenen Tracheensysteme der wasserlebenden Insekten, insbesondere Larven (s. aber auch Imagines der *Amphibiotica* im speziellen Teile) sind sehr regelmäßig mit den Tracheenkiemen verbunden (Larven von Planipennien, Trichopteren, einigen wasserlebenden Coleopteren, Lepidopteren u. a.), wo sich unter der oft sehr verdünnten Chitindecke dieser Atemanhänge die Tracheen äußerst fein verästeln, um entweder blind zu endigen, ähnlich wie es bei den

Tracheenverästelungen in den Geweben des Körperinneren der Fall ist, oder um schlingen- oder schleifenartig umzubiegen und wieder stärkere Stämme zu bilden, die dann wieder zum Körper zurück verlaufen. Man spricht da sogar von zuführenden (afferenten) und abführenden (efferenten) Tracheen (z. B. in den rectalen Lamellen von *Libellula*); die Bezeichnung ist allerdings nicht zutreffend, denn es kommt hier keine getrennte Zufuhr und Abfuhr des Gasinhaltes vor, es besteht keine bestimmt gerichtete Luftzirkulation, denn beide Tracheenstämmchen endigen in demselben größeren Tracheenstamme (BERLESE, 20, p. 835). Es könnte vielleicht aber eine regelmäßige Luftzirkulation nicht einmal dann stattfinden, wenn die beiden Enden der Tracheenschlinge verschiedenen Tracheen entspringen würden; allerdings gibt SADONES (290) an, daß solche Schlingen mitunter den rechten und linken Haupttracheenstamm eines Segmentes verbinden: in solchen Fällen könnte man eine mehr oder minder regelmäßige Luftverschiebung darin vermuten. MACLOSKIES (192) Angabe über rhythmische Schwellung der Abdominalkiemen von *Psephenus*-Larven durch Luftdruck erwähnen wir nur flüchtig, da wir sie sonst nirgends bestätigt gefunden haben.

Nach GILSON und SADONES (106) würden für den Gastransport in den feinen Tracheenästen noch andere Möglichkeiten offen sein. Der durch die Tätigkeit des subcuticularen Protoplasmas in den Kiemenlamellen der Odonatenlarven aufgenommene Sauerstoff soll in die feinen Tracheen abgeschieden werden, während der weitere Transport desselben nicht nur hier, sondern bei allen Arten von Tracheen überhaupt auf deren Dehnbarkeit in die Länge beruhen soll. Die Versuche an *Aeschna* zeigen, daß sich eine Trachee unbeschadet auf das Doppelte verlängern läßt, wobei sich die Windungen des Spiralfadens strecken; wird im Körper bei der Inspiration der Druck vermindert, so strömt die Luft durch die Stigmen in die Tracheen, die verlängert werden, und gelangt so bis in die feinsten Verzweigungen. Die Kohlensäure aber soll zunächst vom Blute weggeschafft werden (wobei für die Odonatenlarven sogenannte prärectale Blasen als Hilfsorgane in Tätigkeit treten sollen). Daß es sich aber um bloße Vermutungen handelt, ist leicht zu ersehen.

Es wurden auch Stimmen laut, daß es eigentlich überhaupt keine vollständig von der Außenwelt abgeschlossenes Tracheensystem gibt; SCHNEIDER (302) z. B. erklärt für gewisse Dipterenlarven als Tatsache, daß die sich in den Tracheen anhäufende kohlensäurehaltige Luft bei leichtem Drucke nach außen entweicht, wo man sonst mit PALMÉN von hyalinen geschlossenen Anheftungsfäden der Tracheen an die Stigmen spricht; es soll da nur ein Widerstand gegen äußere Druckwirkungen bestehen. S. auch Ephemeriden, Libelluliden u. a.

Bei einigen Abteilungen findet man physiologische Einrichtungen vor, durch die der Gaswechsel zwischen den Tracheenkiemen und dem äußeren Medium gefördert wird, indem nicht nur, wie sonst, durch die Lokomotions- und anderen Zielen dienenden Bewegungen, sondern durch spezifische, vom Nervensystem zweckmäßig geregelte Atembewegungen das die Respirationsorgane umspülende äußere Medium gewechselt wird. Solche rhythmische Oscillationen der Tracheenkiemen sind besonders bei den Ephemeriden bekannt (s. im speziellen Teil), aber auch bei Perliden, Planipennien-, Trichopteren- und Dipterenlarven. Spezielle Atemkammern mit Wasserdurchströmung

sind bei *Baetisca* und *Prosopistoma* (Ephemeriden) und besonders im Enddarme der Libelluliden ausgebildet (s. den speziellen Teil).

Andere Atemvorrichtungen.

Den Tracheenkiemen kann man in gewissem Sinne die Flügel zur Seite stellen, vielleicht sowohl in morphologischer als auch in physiologischer Hinsicht. Die Struktur dieser Organe erinnert tatsächlich oft sehr auffällig an den Bau der lamellenartigen Tracheenkiemen (wodurch sich manche Autoren sogar zur Meinung verleiten ließen, daß sich die Flügel durch einen Funktionswechsel aus den Tracheenkiemen entwickelt hätten). Aber weit eher kann man an die Aehnlichkeit der Funktion beiderlei Organe in bezug auf den Gaswechel denken, erwägt man die Unzahl der Tracheen (und auch viele Blutkanäle) in den dünnen Integumentduplikaturen der Flügel, in so enger Beziehung zum äußeren Medium auf so großer Oberfläche. Wir finden deshalb, daß z. B. schon Graber (109) die Analogie der beiden Organe auch auf die physiologische Funktion zu erweitern geneigt ist (p. 369). Was die Gasbewegung in den Tracheen betrifft, so führt er an, daß „die Blut- und Luftfüllung des Flügelröhrennetzes in umgekehrter Weise ab- und zunimmt (nach Art von Ebbe und Flut), wenn der Thorax während des Fluges sich rhythmisch erweitert und wiederum zusammenzieht". S. auch Lang (174a), p. 468. Ueber die respiratorische Bedeutung der Flügel bei wasserlebenden Hymenopteren s. speziellen Teil, über die Flügelatmung der *Notonecta* s. bei Hoppe (137), auch Winterstein, dieses Handb. p. 115.

Die echten Kiemen (Blutkiemen), die fast ausschließlich nur bei den Wasserformen vorkommen, sind morphologisch vom Tracheensystem völlig unabhängige Atemorgane (s. apterygote Trichopterenlarven, Larven von endophagen Hymenopteren („kaudale Ampullen"), Dipteren-, vielleicht auch Orthopterenembryonen, *Melolontha*-Larven). Sie versorgen einen bald größeren, bald kleineren Teil des gesamten Gaswechsels, können aber bei kleinen Formen sogar die Tracheenatmung vollständig ersetzen. Zuweilen können diese Ausstülpungen nicht nur Blutströmung aufweisen, sondern auch Tracheen enthalten, so daß sie zum Teil Tracheenkiemen sind (z. B. *Simulium*-Larven nach Headle, 132; *Epiphragma*-Larven nach Needham, 225).

Die Blutströmung pflegt in den Kiemen (z. B. der Trichopteren-, der Dipterenlarven) sehr lebhaft zu sein; bei Nematocerenlarven aber konnte Babák (6) keine auffällige Strömung in ihnen entdecken, auch nicht bei Erstickungsversuchen, wo doch die Herzpulsationen mächtig angefacht werden. Auch Kontraktionen der fibrillären Gerüste im Inneren der Kiemenanhänge oder sogar rhythmische Totalbewegungen derselben (Einziehung, Hervorstreckung, Einstülpung, Ausstülpung) sollen den Blutstrom in diesen Atemorganen fördern (s. bei den Trichopteren- und Dipterenlarven im speziellen Teile).

Die Oberfläche der Verdauungsröhre ist bei den verschiedensten Gruppen der Tracheaten als Vermittlerin des Gaswechsels tätig. Am bekanntesten ist die Enddarmrespiration

der Libellenlarven, bei denen hochausgebildete Tracheenkiemen und Atembewegungen vorkommen. Aber auch die Ephemeridenlarven weisen Darmatmung auf. Der Enddarm der endophagen Hymenopteren soll sich ausstülpen und wieder einziehen, worin von einigen Forschern Atembewegungen gesehen werden. Darmkiemen kommen auch bei Dipterenlarven vor (s. *Lonchoptera, Eristalis*). Die Darmatmung der Trichopterenlarven wartet erst auf eingehendere Durchforschung.

Einige Dipterenlarven sollen durch ausgiebige Schluckbewegungen des Oesophagus Wasser in den Darmkanal in großer Menge aufnehmen (Chironomiden).

Inwieweit das Luftverschlucken der frisch ausgeschlüpften *Hydrobius*-Larven der Atmung dient, muß noch dahingestellt bleiben. Ueber ein Luftverschlucken zum Zwecke der Atmung wird bei *Sarcoptes* berichtet (Acarinen). Nach Berlese soll bei *Gryllus* der Oesophagus dem Gaswechsel dienen. — S. insgesamt den speziellen Teil.

Die Füllung der Verdauungsröhre mit Luft bei metamorphosierenden Ephemeriden, Libelluliden, Forficulen und Acrididen dient wahrscheinlich anderen Zwecken als der Atmung.

Außer den eigentlichen, Thorax- und Abdomeninhalt ändernden Atembewegungen können verschiedene andere rhythmische Erscheinungen vorkommen, an denen man oft ganz leicht die Beziehung zur Erleichterung des Gaswechsels erkennt.

Hierher gehören die Wellenschwingungen des ganzen Körpers bei den Trichopterenlarven und -puppen, wodurch in dem Gehäuse dieser Tiere ein kontinuierlicher Atemstrom erhalten wird. Aehnliches sieht man bei wasserlebenden Dipterenlarven (insbesondere Chironomiden), ja auch bei wasserlebenden Lepidopterenlarven (*Paraponyx*). Es handelt sich um physiologische Konvergenzerscheinungen (s. wasserlebende Würmer).

Bezüglich der Abdomenschwingungen (s. oben) ist ihre Bedeutung für den Gaswechsel nicht immer sicher; aber die schwingenden oder pendelnden Hinterleibsbewegungen einiger Libellulidenlarven und Gyrinidenlarven sind gewiß Atemerscheinungen (s. auch Planipennien). Die Flügelbewegungen der wasserlebenden Hymenopteren (vielleicht auch der im Wasser schwimmenden *Acentropus*-Weibchen) dienen zugleich dem Gaswechsel. Der Wasserkäfer *Phytobius* (Curculioniden) schwingt rhythmisch seine Beine, auch bei *Acentropus* (Lepidopteren), und bei Rhynchoten *Notonecta* und *Corixa* treten ventilierende Beinbewegungen auf (bei der letzteren schon zur Zeit, wo das Tracheensystem verschlossen ist, so daß sie sichtlich der Zufuhr frischen Wassers dienen, nicht nur der Verteilung der am Körper haftenden Luftschicht). Vielleicht kommt auch den Mandibelbewegungen einiger Acarinen ähnliche Bedeutung zu.

Bei *Corixa* vermittelt außerdem Kopf- und Prothoraxbewegung, welche, einigemal rhythmisch nacheinander folgend, bei der Berührung der Wasseroberfläche zustande kommt, die Luftversorgung; und als dritter Atemmechanismus sind eigentümliche Schwingbewegungen der Schwimmfüße tätig, wodurch das sonst befestigte Tier sich im Wasser verschiebt und also Strömung desselben hervor-

bringt. Die Perliden sollen sich abwechselnd an ihren Beinen erheben. Bei KIRBY und SPENCE (152) wird über die eigentümlichen Bewegungen der Tipulae berichtet („they elevate and depress their body alternately standing upon four legs").

Die Flügeldecken der Dytisciden, Hydrophiliden und die Hemielytren von *Nepa* usw. fördern die Atemventilation des Rückenluftraumes (s. den speziellen Teil) usw.

Inwieweit den rhythmischen Mundrüsselbewegungen bei *Cucuyo* beim unverletzten Tiere eine respiratorische Tätigkeit eigen ist, bleibt dahingestellt (HEINEMANN, 133). S. insgesamt den speziellen Teil.

Ueber die Anpassungsfähigkeit der Atemvorrichtungen der Tracheaten.

Die unzähligen deskriptiv-morphologischen und ökologischen Arbeiten belehren über das mannigfaltige Angepaßtsein der Tracheeneinrichtungen an die jeweiligen Lebensverhältnissen, unter denen die verschiedensten Tracheaten leben. Aber Angaben über experimentelle Durchforschung der Anpassungsfähigkeit des Tracheensystems eines gegebenen Tieres sind nicht vorhanden. Daß solche Forschung aber nicht ohne Erfolg sein würde, davon können uns KLAPÁLEKS (154) Angaben überzeugen, daß bei den Rhyacophiliden die Tracheenkiemen vorwiegend bei großen Arten und Gattungen entwickelt vorkommen, sowie daß bei einer und derselben Art große individuelle Unterschiede in ihrer Entwicklung sich finden. Weiter können wir auch auf die von SCHNEIDER (302) gemachten Beobachtungen hinweisen, daß ausgewachsene *Tanypus*-Larven aus Seen keine Tracheen besitzen, aber in den Teichen und Bächen mit Tracheen ausgestattet sind und daß man bei älteren Chironomenlarven aus Seen, die man im Aquarium hält, bald erste Andeutungen des Tracheensystems sehen kann.

Auch MIALL (207) und NEEDHAM (225) berichten über die weitgehenden Differenzen in der Entwicklung des Tracheensystems, zugleich mit hochgradigen in umgekehrter Richtung stattfindenden Entwicklungsunterschieden der Blutkiemen und des hämoglobinhaltigen Blutes bei den *Chironomus*-Larven (auch die Körpergröße der „weißen" und „roten" Larven wird dabei abgeändert, s. Dipteren).

Die Anschauung, daß die Insekten ein starrer, unveränderlicher Typus von Tieren sind im Gegensatze zu den Wirbeltieren, läßt sich wohl nicht halten; man braucht nur auf die neueren großartigen Ergebnisse der Regenerationsforschungen bei den Tracheaten hinzuweisen, wo man noch vor nicht langer Zeit die Regenerationsfähigkeit für höchst unbedeutend geschätzt hatte, um zur Ueberzeugung zu gelangen, daß es sich da um plastische, anpassungsfähige Organismen handelt.

Ueber die Widerstandsfähigkeit der Landtracheaten und Tracheaten überhaupt im Wassermedium.

Ueber dieselbe berichtet WINTERSTEIN (368) insbesondere auf Grund von PLATEAUS Arbeiten (246, 249). Die Ansicht von PLATEAU, daß die Landinsekten, ins Wasser gebracht, ihre Stigmen verschließen, ist nur als eine Vermutung anzu-

sehen; wir haben oben einige direkte Beobachtungen angeführt, die nicht dafür sprechen. Es ist noch GRIFFINI (112) zu erwähnen (individuelle Verschiedenheiten der Resistenzzeit, 4—24 Stunden bei *Hydrous flavipes*); vgl. auch Hymenopteren und Dipteren usw. im speziellen Teil.

Unter den Carabiden, welche am Meeresstrande regelmäßig überflutet werden (der flügellose *Carabus auratus* nach PLATEAU, *Carabus clathratus, Trechus, Pogonus, Thalassobius, Dyschirius, Bembidium, Cillenum, Tachys*) sind insbesondere *Perileptus* und *Aëpus* anzuführen, welche auch weit vom Strande gefunden werden (von *Aëpus* sind auch die Larven dem Wasserleben angepaßt). *Aëpus* besitzt an den dichten Haaren einen Luftvorrat und soll auch in den paarigen Abdominalsäcken einen Luftvorrat enthalten (HAMMOND nach MIALL, 207). S. im übrigen ausführlich und mit Literaturangaben bei PLATEAU. S. auch FLETCHER (93). — Ueber die Hydrophiliden, Staphyliniden (insb. *Micralymma*), Tenebrioniden (insb. *Phaleria*), Curculioniden (an Wasserpflanzen, z. B. *Lixus*-Larven), Chrysomeliden s. bei PLATEAU (über *Haemonia* im speziellen Teile dieser Abhandlung).

In der Natur kommt das Wasserleben vieler Insekten im Winter unter der Eisdecke in Betracht. Wir haben im speziellen Teile die betreffenden Angaben darüber zusammengefaßt, neuerdings hat WESENBERG-LUND (359a) einen systematischen Bericht über seine Beobachtungsergebnisse veröffentlicht; es scheint nach diesem Autor, daß die Wasserpflanzen durch ihre sauerstofferzeugende Tätigkeit im Leben der mit offenen Tracheensystemen ausgestatteten Insekten eine bedeutende Rolle spielen. An Herbstabenden sollen Notonecten, Dytisciden, Hydrophiliden die pflanzenleeren Teiche verlassen und sich an pflanzenreichen Orten, besonders in Quellen mit Spritzwasser sammeln. Im Winter leben unsere große Dytisken und Hydrophiliden als Imagines unter dem Eise, Hapliden larven haben nach des Autors Ermittelungen wenigstens 4 Monate unter völligem Abschluß von atmosphärischer Luft ausgehalten. Es sollen überhaupt die Dytisciden, Hydrophiliden, *Aphelocheirus, Nepa, Notonecta glauca, Corixa* ihre natürlichen Ueberwinterungsstätten im Wasser unter dem Eise haben (ebenfalls Donacien, Larven von Wasserlepidopteren, sonst sind die im Wasser überwinternden Tracheaten mit geschlossenem Tracheensystem versehen). Man muß allerdings im Auge behalten, daß bei der niedrigen Temperatur die Stoffwechselprozesse weitgehend vermindert sind, doch auch so ist es nötig, nach der Sauerstoffquelle des mit Eis bedeckten Wassermediums zu suchen; es kommen da die auch im Winter grün bleibenden Pflanzen zur Geltung, über deren Sauerstoffproduktion allerdings bisher keine genauen Untersuchungen vorliegen; der Autor hat einige diesbezügliche Beobachtungen ausgeführt und gesehen, daß in schneefreien Wintern noch im Januar Sauerstoffblasen entstehen und sich sogar unter der Eisdecke ansammeln können; die Wasserkerfe halten sich oft zwar lethargisch zwischen den Pflanzen auf, aber zuweilen werden sie schwimmend unter dem Eise angetroffen, und man kann bemerken, daß sie mit dem Hinterende die Unterseite der Eisdecke bestreichen, wo zahllose Luftblasen sitzen, aus denen sie sich mit neuem Sauerstoffvorrat versorgen. Später, wenn die Sauerstoffproduktion der Pflanzen abnimmt und vom Boden sich Methan- und Kohlensäureblasen erheben, sind allerdings die Gasblasen unter der Eisdecke für die Respiration nicht mehr so geeignet. — Im weiteren stellt er fest, daß es anatomisch und auch biologisch zwei ganz verschiedene Larvengruppen bei den Dytisciden gibt: die Sommerlarven (insb. *Dytiscus, Acilius, Graphoderes*) sind hauptsächlich freischwimmende Oberflächentiere, die sich auch schwebend (ihr Tracheensystem ist zugleich als hydrostatischer Apparat tätig) als Planktonorganismen antreffen lassen; sie sterben im Wasser rasch ab, und ebenso in einigen Minuten, wenn ihnen der Zutritt zur atmosphärischen Luft nicht gestattet wird; die Herbstlarven (insb. *Ilybius*, einige *Agabus*, sowie die im Frühjahr geborenen, aber vor Juni das Wasser verlassenden *Rhantus*- und einige

Agabus-Larven) besitzen ein sehr geringes Schwimmvermögen, sind schwerer als Wasser und können längere Zeit (in den Versuchen im September und Oktober 4 Tage, im Winter 14 Tage) von der Luft abgesperrt aushalten. — Auch die Lebensphase scheint die Widerstandsfähigkeit zu beeinflussen: z. B. hat der Autor den Eindruck gewonnen, daß die Dytisken und Hydrophilen in der Fortpflanzungszeit sehr bald absterben. — Neue systematische Untersuchungen werden diese Verhältnisse beleuchten müssen.

Spezieller Teil.

A. Myriapoden.

Das Tracheensystem der Myriapoden weist größtenteils eine niedrige Entwicklungsstufe auf, indem die Tracheen, in Büscheln gruppiert, keine höher ausgebildeten Anastomosen untereinander eingehen. Jedes Segment, den Kopfabschnitt gewöhnlich ausgenommen, besitzt ein Paar Stigmen und Tracheenbüschel (die Doppelsegmente der Diplopoden die doppelte Zahl davon). Die Tracheen haben oft keinen Spiralfaden, und auch der Verschlußapparat pflegt zu fehlen. Bei den Pauropoden (Kenyott, 149) fehlen die Tracheen überhaupt (ebenso wird bei jungen Tieren die Atmung nur durch die dünne Chitinlage verrichtet Sograf, 315).

Die Diplopoden oder Chilognathen. Die Tracheentaschen, deren Grund in spitze Hörner ausläuft, in welche die zahlreichen unverästelten Tracheen einmünden, gehen eine sehr enge Beziehung zu den Beinpaaren ein, deren Muskeln sich an dieselben ansetzen (Ziegler, 372, Wernitzsch, 359, 1). Die Bewegungen der Füße können also bis zu einem gewissen Grade die Ventilation der Tracheen fördern, was eine um so größere Bedeutung haben dürfte, als spezielle Atembewegungen nicht vorkommen.

Diesem Umstande entnimmt z. B. Kennel (148) und auch Ziegler die Berechtigung zu der Ansicht, daß man die Tracheentaschen der Diplopoden aus denjenigen des *Peripatus* ableiten kann, welche sich vergrößert und infolge der Beziehung zu den Muskeln der Beine eine höhere Wichtigkeit erhalten hätten (während die übrigen, bei *Peripatus* in großer Zahl an jedem Segmente vorhandenen verkümmerten). Bei *Iulus* fehlen die Stigmen und Tracheentaschen den fußlosen Somiten des distalen, auch zum Teil denjenigen des proximalen Körperabschnittes; das vordere Paar der Tracheentaschen sendet mehrere Bündel langer Tracheen (ohne Spiralfaden) aus, die sich teilweise zu drei Längsbündeln verbinden (Rossi, 281); der letztere Autor schreibt den Beinmuskeln nur eine äußerst geringe respiratorische Betätigung zu. — Bei den Glomeriden (Voges, 350) führen von den querbisquitförmigen Stigmenspalten, die jederseits unmittelbar vor den lateralen Ansatzstellen der Beinpaare liegen und gewulstete (mit stachelartigen, zum Schutz vor Verunreinigungen reusenartig gruppierten Chitingebilden ausgestattete) Ränder besitzen, „Röhren“, die sich nicht ohne weiteres mit den Stigmentaschen vergleichen lassen, da sie von vorn nach hinten, also umgekehrt gerichtet sind, als die Stigmentaschen der Iuliden. Keine Anastomosen werden vorgefunden, die Tracheen verästeln sich aber, zum Unterschiede von den Iuliden.

Von einigen Autoren wurde der Hautatmung größere Bedeutung beigelegt, s. z. B. über die Porenkanäle bei Rossi (281—283), dagegen Verhoeff (342—344); über die vermeintliche respiratorische Tätigkeit einer ausstülpbaren Rectaltasche s. Causard (44, 46). Verhoeff berichtet von der Atemtätigkeit der Coxalsäcke (wenigstens bei denjenigen Diplopoden, wo beide Geschlechter

diese Organe besitzen). Nach HAASE (119) werden die „Ventralsäckchen" durch Blutdruck ausgestülpt und durch einen Muskel zurückgezogen.

Die Chilopoden weisen ausgiebig verästelte Tracheen auf, und die Tracheenbüschel können Quer- sowie auch Längsanastomosen zeigen; die Geophiliden und (von den Scolopendriden) *Plutonium* haben auf jedem beintragenden Segmente ein Stigmenpaar (das erste und letzte Glied ausgenommen), die übrigen Scolopendriden und *Lithobius* vom dritten Segmente an fast regelmäßig auf jedem zweiten (das Ende ausgenommen); *Scutigera, Henicops* besitzen Stigmen am 1., 3., 5., 8., 10., 12., 14. Segmente, ein in der dorsalen Mittellinie von *Scutigera* liegendes unpaariges Stigma (Lufttasche) entsendet sehr zahlreiche unverästelte Tracheen (LANG). (Die „Rückenstomata" von *Scutigera* sind aber nach MEINERT Oeffnungen von großen Drüsen.) Die Tracheen der Scolopendriden und Geophiliden nähern sich in ihrer Ausbildung denjenigen der Insekten; aber Tracheenverschlüsse an den Stigmen fehlen vollständig (HAASE, VERHOEFF usw.) Die einfachsten Stigmen unter den Scolopendriden besitzen *Lithobius* und *Henicops* (unausgebildetes Peritrema, ziemlich kurzer, innen mit einem Stäbchengitter von Borsten ausgekleideter Kelch), während bei Scolopendren sich die Stigmenhöhle in einen äußeren Vorhof und den eigentlichen Kelch differenziert und der Stachelkranz vor der Tracheeneinmündung seine höchste Ausbildung erreicht; HAASE berichtet weiter über speziell angepaßte Stigmen von *Branchiostoma, Heterostoma* etc. Bei *Scolopendra* werden blasige Tracheenanschwellungen angetroffen (HAASE). — Ueber die Luftsäcke der Scutigeriden hat SINCLAIR (313 u. 313a) eingehende Untersuchungen ausgeführt: die Spalten liegen in der medialen Linie am distalen Ende der sieben proximalen Schilder (es gibt deren 8); in den Sack münden jederseits zahlreiche Röhrchen, die sich weiter wiederholt verästeln und als sehr dünnhäutige, mit Luft erfüllte Gebilde in den Pericardialraum hineinragen (sie besitzen keinen Spiralfaden; der Autor hält diese Einrichtungen vom morphologischen Standpunkte für intermediär zwischen den echten Tracheen und den komplizierten Arachnidenlungen). Das zum Herzen zurückfließende Blut soll durch die in den feinen Röhrchen auf großer Oberfläche verteilte Luft mit Sauerstoff versorgt werden.

Die Symphylen zeichnen sich durch zwei Stigmen an der Unterseite des Kopfes unter der Fühlerbasis aus, von wo ein starker (spiralig nicht verdickter) Tracheenstamm nach dem Hinterende des Kopfes zieht, sich teilt und Aeste nach vorn sowie einen zarten Ausläufer in drei Leibessegmente aussendet.

Nach HAASE (dem ROSSI aber widerspricht) soll die Luft aus den Tracheenröhren bei *Scutigera* „durch Vermittlung des Fettkörpers" in besonderen Duplikaturen der weichen Verbindungshaut fortgeleitet werden und bis in die letzten Tarsenglieder eindringen.

Die Myriapoden vollführen keine speziellen Atembewegungen, und auch die Stigmen werden nicht geschlossen und geöffnet (CHALANDE, 47, 48; PLATEAU, 244; DUGÈS, 75; VERHOEFF, 344; LANGENDORFF, 176). Die Luftverschiebung in den Tracheen wird vielleicht durch die Beinmuskeln während der Lokomotion gefördert, nach MILNE-EDWARDS (212a, p. 198) kann sich bei *Scolopendra* die Visceralhöhle kontrahieren und wieder ausdehnen, ähnlich wie das Abdomen der meisten Insekten, während bei den völlig steifen Skelettringen bei *Iulus* der Inhalt der Leibeshöhle nur in der longitudinalen Körperachse verändert werden kann; nach CHALANDE kann man in dem Rückengefäße ein Hilfsorgan der Respiration erblicken (auch ROSSI), indem das Blut bei der stoßweisen Bewegung in den Lakunen „les courbes des trachées

accentue" (dann sollen auch die Bewegungen der Verdauungsröhre von Wirkung sein). Rossi berichtet über eigene Atemmuskeln bei *Scolopendra*: Depressoren der Tergite und Oeffner der Lufttaschen, und Chalande gibt an, daß sich die Ränder der Lufttaschen im Wasser etwas einander nähern können. — Williams (367, p. 135) berichtet über „rhythmic contraction and dilatation" der Tracheen bei Myriapoden, anscheinend durch Muskeleinwirkungen von außen bedingt; doch läßt sich bei ihm sonst nichts Näheres auffinden. — Griffith (114, p. 228) postuliert nur regelmäßige Bewegungen der Abdominalwände, aber führt keine Beobachtung an. Haase hat bei *Scutigera* durch Bestreichen der Stigmen mit Wasser das Fehlen jeder Luftströmung nachgewiesen.

Im Wasser sollen Iuliden und Glomeriden bis zu 8 Stunden am Leben bleiben (vom Rath, 353). Nach Rossi (282) widerstehen die Chilognathen weit besser als Chilopoden (er berichtet über Gasansammlung unter der Haut der unter Wasser gehaltenen Chilognathen und deren vermeintliche Ausscheidung durch die Porenkanäle); durch Einölung der dorsalen Stigmen soll *Scolopendra* getötet werden, nicht aber nach dem Einölen der Haut. S. auch Winterstein (368).

Die marinen Myriapoden *Geophilus (Scolioplanes) maritimus* (Leach) und *Geophilus (Schendyla) submarinus* (Grube) werden regelmäßig überflutet, ohne irgendwie beschädigt zu werden; doch hat schon Gervais (104) für die Landformen von *Geophilus* nachgewiesen, daß sie sogar 2 Tage unter Wasser leben können; und von Moniez hat Plateau (249) erfahren, daß unter den Steinen, die überflutet werden, an etwas höheren Stellen, als wo die marinen Formen leben, die rein terrestrische Form, *Scolioplanes acuminatus*, angetroffen wird. Es handelt sich also kaum um spezielle Anpassungen.

B. Insekten (Hexapoden).

1. Apterygoten.

Bei den Apterygoten (Apteren) ist das Tracheensystem allgemein primitiv ausgebildet; in der Regel kommen nur völlig getrennte Tracheenbüschel vor.

Die **Collembolen** besitzen zuweilen Tracheen, welche niedrig entwickelt sind und nur auf gewisse Körpergegend beschränkt, so z. B. nach Willem (265) *Actaletes*, der periodisch unter der Wasseroberfläche lebt, nur im Kopfe (mit einem Stigmenpaare, ähnlich dem *Sminthurus*). Außerdem soll vielleicht auch der „Ventraltubus" der Anuriden respiratorisch tätig sein, nicht nur als Adhäsionsorgan fungieren (Imms, 141a); nach Haase (119) tritt dieses Organ bei Ruhe des Tieres in feuchtwarmer Luft durch Einströmen des Blutes hervor, wird sonst durch starke Retraktoren eingezogen; man könnte ihn für eine Blutkieme halten. — Reuter (278) aber deutet den Ventraltubus der Sminthuriden als ein Organ, welches der Wasseraufnahme dient, wie es schon De Geer 1740 ausgesprochen hatte.

Ueber die Lebensgewohnheiten von **Anuriden** haben nach Plateau (249) Guérin-Méneville, Laboulbène und insbesondere Moniez Erfahrungen gesammelt. Wenn die Flut naht, flüchten die Tiere in enge Felsenspalten, in die Spalten zwischen Balanen, leere Cirripedienschalen etc., und sollen von dem Luftvorrate atmen, der sich an der Ventralfläche zwischen Haaren erhält und der ihnen auch das Schweben an der Wasseroberfläche ermöglichen soll, über welcher sie vom Winde bewegt zu werden pflegen. Nach Moniez ist aber dieser Luftvorrat gar nicht unerläßlich, denn wenn man durch Wellenbewegungen des Wassers die Luftblase entfernt, bleiben die Tiere am Boden gewöhnlich bewegungslos liegen, aber von Zeit zu Zeit kriechen sie wiederum fort und halten sehr lange aus. Derselbe

berichtet auch über *Lipura debilis* im gleichen Sinne; auch *Isotoma crassicauda* benimmt sich ähnlich (ohne die Luftblase soll sie einige Tage ohne Schädigung unter Wasser leben).

Davenport (55) berichtet über ein eigentümliches Verhalten der Poduriden, welches er in Beziehung zur Erleichterung des Gaswechsels zu bringen geneigt ist: *Anurida maritima, Xenilla humicola, Isotoma Besselsii* leben auf der Zone zwischen den Gezeiten einer sandigen Landzunge, wo sie während der Flut 6—8 Stunden bis 9 Zoll tief im Sande begraben werden; bei der Ebbe laufen sie gegen den Wind, springen vermittelst der am hinteren Körperende angebrachten gegliederten Anhänge in die Höhe und werden wieder vom Winde zurückbefördert.

Bei den **Thysanuren** wird von manchen Autoren den beweglichen „Ventralsäckchen“ (s. Myriapoden) respiratorische Tätigkeit zugesprochen. So z. B. beschreiben Grassi, Oudemans, Haase (119) diese Säckchen am 1., 6. und 7. Bauchringe zu je 1, am 2.—5. zu je 2 Paaren bei *Machilis*, sowie die starke Muskulatur: Haase meint, diese Organe könnten als Blutkiemen die verkümmerten Tracheen bei dem relativ hohen Stoffwechsel ersetzen. Nach Oudemans sind diese Organe durch Blutdruck vorstülpbar, während die Einstülpung durch Muskeln vollführt wird; beide Bewegungen sollen willkürlich geschehen. Jourdain (144), der die 22 „vésicules exsertiles“ bei *Machilis maritima* Latr. (*Petrobius maritimus* Leach) in feuchter Atmosphäre, besonders bei Berührung mit feuchter Oberfläche sich plötzlich hervorstülpen sah, hält sie aber für wasserabsorbierende Organe. Für jüngere Stadien mutet Heymons (135) den „Lateralorganen“ des 1. Abdominalsegmentes respiratorische Bedeutung zu (dieselben gehen später ein).

Bei *Lepisma saccharina* haben wir keine Bewegung auffinden können, die sich als Atembewegung deuten ließe, nicht einmal während der Erholung aus Sauerstoffmangelparalyse. Es verdient hervorgehoben zu werden, wie äußerst empfindlich das Tier gegen Sauerstoffmangel ist: in 1 Minute nach Beginn der Durchleitung von Wasserstoff durch das Gefäß ist es völlig bewegungslos, in der Luft beobachtet man dann lange Zeit nur geringe Zitterbewegungen der Kopfanhänge, später der Schwanzanhänge und Beine; erst nach 30 Minuten kehrt sich das Tier aus der Rückenlage um; noch stärkere Störung hatte der zweite Erstickungsversuch zur Folge; nach der Erholung ging das Tier doch zugrunde.

Bei den von Berlese (19) beschriebenen **„Myrientomaten“** findet man bei Acerentomiden kein Tracheensystem ausgebildet, bei Eosentomiden liegen die beiden Stigmenpaare im Meso- und Metathorax, sind jedoch geschlossen, so daß der Gaswechsel nur „osmotisch“ stattfindet (auch sonst ist das Tracheensystem primitiv: die 3 Tracheenlängsstämme jederseits sind isoliert, die Tracheen haben keinen Spiralfaden).

2. Pseudoneuropteren (Archipteren).

Thysanopteren.

Das im Embryo holopneustische Tracheensystem der Thysanopteren (Physopoden) erleidet während der späteren Entwicklung eine starke Umwandlung, so daß (*Phloeothrips* nach Jordan, 142) nur am Mesothorax, 2. und 8. Abdominalringe Stigmen vorhanden sind; die letzteren, von hohlen, mit Luft erfüllten Pusteln umgeben, weisen sonst keinen Verschlußapparat auf; bei den Imagines findet sich das mittlere Stigma am 1. Abdominalsegmente (bei den Tubuliferen außerdem auch eines dorsal zwischen Metanotum und den Pleuralien).

„Amphibiotica“.

Bei den jungen Larven wird ohne Zweifel die Hautatmung von hoher Bedeutung sein, besonders wo das Tracheensystem noch

unvollständig entwickelt zu sein pflegt (so gibt z. B. für die vivipare Ephemeride *Cloëon dipterum* BERNHARD [21] an, daß die frisch ausgeschlüpften Larven nur durch die zarte Haut atmen, denn ihre Tracheenstämme sind als mit Luft noch nicht gefüllte Stränge bemerkbar; ebenso gibt VAYSSIÈRES [340] an, daß bei den ganz jungen Ephemeriden nur die ganz dünne Haut den Gaswechsel verrichtet).

Mit der Entwicklung des Tracheensystems bilden sich als ausgiebig tätige Respirationsorgane Tracheenkiemen aus, an verschiedenen Körperbezirken und in verschiedenen Formen; oft sind sie zu hoher morphologischer und physiologischer Vollkommenheit entwickelt, indem sie eigene Muskulatur und komplizierte nervöse Regulationsmechanismen aufweisen; ihre rhythmischen Atembewegungen lassen sich dann nur mit den Atembewegungen z. B. der Coleopteren oder aber der Wirbeltiere vergleichen.

Das Tracheensystem der Larven dieser Familien ist entweder völlig geschlossen oder teilweise offen (und zwar durch die thorakalen Stigmen); inwieweit aber eine Ventilation durch die unvollständig geschlossenen Luftlöcher stattfindet, darüber gehen die Meinungen weit auseinander. Ohne Zweifel kommt eine solche wenigstens bei den jüngeren Stadien nicht vor, während die ausgewachsenen Nymphen besonders in Notlagen hiervon Gebrauch zu machen pflegen. — Es herrschen aber vielfach sogar über die Anzahl der Stigmen abweichende Ansichten (BERLESE, 20).

Auch bei den Imagines können Tracheenkiemen angetroffen werden, wie zuerst NEWPORT (229) für *Pteronarcys regalis* angegeben hat („branchial sacs" auf der unteren Fläche des Thorax und der zwei ersten Abdominalsegmente), welche sich am Ufer hält und oft mit Wasser benetzt wird, ja, nach dem Verhalten anderer Arten von *Pteronarcys* zu schließen, auf die Wasseroberfläche sich niederläßt; es würde sich also gleichsam um ein amphibisch lebendes Tier handeln; aber GERSTAECKER (103), der Tracheenkiemen auch bei weit von Wasserflächen gefundenen Perlidenimagines sichergestellt hat, hält diese Organe überhaupt für respiratorisch belanglose Ueberreste. Dasselbe wurde auch bei anderen Arten dieser Gattung beobachtet, dann auch bei *Diamphipnoa lichenalis* GERST. (erste Abdominalsegmente), *Dictyopteryx signata* (Ventralfläche des Kopfes), *Perla marginata*, *P. cephalotes* (bei den Thorakalstigmen, bei *Perla* vielleicht auch die Analkiemen), *Nemura lateralis*, *N. cinerea* (bei den Stigmen und am Prosternum) u. a. (BERLESE, 20). Wahrscheinlich kommen Kiemen bei den Imagines aller Arten *Protonemura* und *Amphinemura* vor (von KLAPÁLEK mitgeteilt, während dies bei *Perla* nur für die Nymphen gilt). PALMEN (240) hat auch bei den metamorphosierten Agrioniden Kiemenüberreste (angeblich aber ohne respiratorische Funktion) beschrieben. Ueber Kiemenreste bei der Libelle *Euphaea* berichtet HAGEN (122).

Plecoptera (Perliden).

Das Tracheensystem der Perlidenlarven ist völlig geschlossen (PALMÉN, 240); die Tracheenkiemenbündel stellen lokalisierte Atmungsorgane dar (außerdem aber wird der Gaswechsel auch durch die Haut verrichtet, so bei den kiemenlosen Larven von *Perla virescens* (*Chloroperla grammatica*), *P. flava* (*Isopteryx*) u. a., MILNE-EDWARDS [212a, p. 188], obzwar sie verhältnismäßig

dick zu sein pflegt). Bei den Nymphen der Gattung *Perla* Geoffr. kommen meist auch Kiemenbüschel auf den Subanalklappen vor. — Nach Miall (207, p. 283) erheben und senken sich die *Perla*-Larven fortwährend, wenn sie in Ruhe sitzen, vermittelst feiner Bewegungen der Beine, wodurch wahrscheinlich der Gaswechsel an den Kiemenbüscheln gefördert wird. Diese Atmungsorgane kommen vorzugsweise am Thorax und Abdomen vor (Lauterborn, 177, hat bei *Taeniopteryx nebulosa* dreigliedrige Coxalkiemen gesehen, die durch quergestreifte Muskeln fernrohrartig eingestülpt werden können).

Eaton (81) macht auf den Umstand aufmerksam, daß große Perliden zwar in schottischen, aber nicht in schweizerischen Seen vorkommen; er bringt dies mit dem geringeren Sauerstoffgehalte in den warmen Gewässern in Beziehung; wo das Wasser aus den Seen rasch ausströmt (Luzern, Genf), kommen auch in der Schweiz größere Formen vor.

Ephemeroidea.

Von den älteren Beobachtern hat besonders Réaumur (274) den Atembewegungen der Ephemeridenlarven Aufmerksamkeit geschenkt; er scheint der Ansicht zu sein, daß die Oscillationen der Tracheenkiemen der Zirkulation der Luft in deren Tracheen dienen; oft sollen sich die sämtlichen „ouïes“ zugleich bewegen, sonst bewegen sich nur die zwölf vorderen, das letzte Paar bleibt ruhig.

Das Tracheensystem der Ephemeridenlarven ist nach Palmén (240) völlig geschlossen, und der Gaswechsel wird, besonders bei den jungen Stadien (s. oben) durch die zarte Haut (s. Vayssières, 340; Zimmermann, 373, meint, daß vielleicht auch die Schwanzborsten, deren Blutumlauf er studiert hat, bei *Cloë* und *Palingenia* als Atemorgane zu deuten sind), sonst hauptsächlich durch die Trachenkiemen vollführt. Es scheint aber, daß auch das Tracheensystem selbst direkt ventiliert, oder daß wenigstens sein Inhalt partiell nach außen entleert werden kann, denn Graber (109) hat angegeben, daß bei den Ephemeridenlarven den Stigmen Luftbläschen entsteigen, wenn die Luft über dem Wasserspiegel verdünnt wird, und Dewitz (61) hat gesehen, daß die Ephemeridenlarven, der Mittagssonne ausgesetzt, aus einem der beiden Bruststigmen Luftblasen hervorquellen ließen; dasselbe hat er durch leichte Erwärmung eines Reagenzglases, in dem die Tiere sich befanden, mit der Hand erzielt; bis 50 Luftblasen traten hervor, wonach das Tier munter verblieb und nach 24 Stunden dasselbe Verhalten zeigte. Wo die Erwärmung versagte, konnte er oft durch verdünnte Alkohollösung die Luftatmung hervorbringen; doch je nach den Arten, nach den Jahreszeiten, ja sogar nach dem Wohlbefinden der Tiere sind die Ergebnisse verschieden (so wiesen z. B. ermattete, im Sammelglase nach Hause gebrachte Tiere kein Luftausströmen auf, aber nach der Erholung im frischen Wasser nach einigen Stunden ganz prompt und augenblicklich). In ausgekochtem Wasser verweilen die Larven nahe der Oberfläche und springen über den Wasserspiegel, um den Körper in Luft zu tauchen, doch gehen sie endlich doch ein; nicht einmal die erwachsenen Larven kriechen aus dem Wasser heraus. Das Luftauslassen aus den Stigmen kommt schon bei jungen, etwa ein Drittel

erwachsenen Larven vor. MIALL (207, p. 291) gibt an, daß man Ephemeridenlarven in der Gefangenschaft im feuchten Sande oder Schlamme tagelang halten kann, während sie, im Wasser untergetaucht, bald absterben (infolge des Sauerstoffmangels des stehenden Wassers). Viele Ephemeridenlarven sind dem Leben in rasch fließenden Gewässern angepaßt.

Außerdem wird auch zuweilen von Darmatmung gesprochen, so z. B. gibt DEWITZ an, daß man an den durchsichtigen Jungtieren zeitweise das Oeffnen und Schließen des Afters sowie (rhythmische?) Enddarmbewegungen unter dem Mikroskope beobachten kann; es sollen Karminkörner in den Enddarm eingezogen und wieder entleert werden; doch ändert das Abdomen sein Volumen nicht irgendwie auffällig; da der Enddarm von Blut umgeben ist, könnte hier der Gaswechsel vermittels des inneren Mediums vor sich gehen.

Die Bedeutung der Haut- und wahrscheinlich auch der Darmatmung scheint bei den jungen Tieren größer zu sein, als der Gaswechsel durch die Tracheenkiemen: nach Entfernung der letzteren sah DEWITZ halberwachsene Larven wochenlang leben, während die erwachsenen Larven und besonders Nymphen eingehen. Bei den jungen Tieren werden nach der Amputation der Tracheenkiemen durch einige rasch folgende (sonst nicht vorkommende) Häutungen die Tracheenkiemen regeneriert: zuerst sind sie noch ohne Tracheen und klein, zeigen aber schon die Atembewegungen; allmählich werden sie normal.

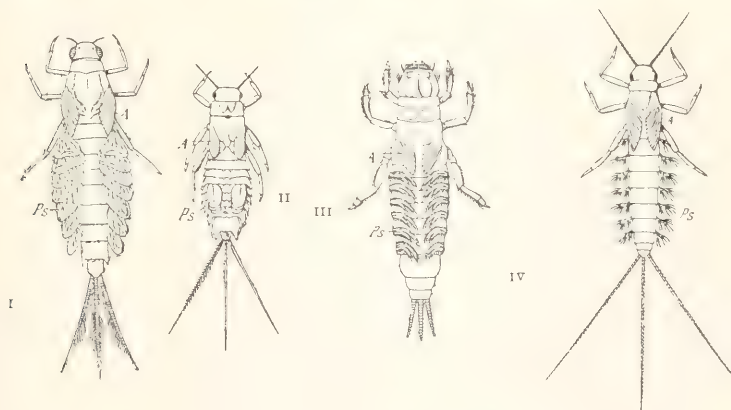


Fig. 35. Beispiele von freien Pseudobranchien (nach BERLESE, 20). *I Siphlurus* sp., *II Ephemerella* (Nymphe von Colorado), *III Palingenia* sp. (Nymphe von Ceylon), *IV Habrophlebia fusca* (Nymphe). *A* Flügelanlagen, *Ps* Pseudobranchien. (Aus EATON.)

Die Tracheenkiemen sind hauptsächlich am Abdomen angebracht in Form von zweilappigen, zerschlitzten, büschelförmigen, verästelten usw. Gebilden, welche frei oder zugedeckt zu sein pflegen (Fig. 35, s. ausführlich bei BERLESE, 20, welcher außerdem über die „echten" [Blut-]Kiemen, die Schwanzanhänge der Ephemeridenlarven berichtet). Außerdem kommen auch am Thorax usw. Tracheenkiemen vor (PALMÉN). (S. auch MIALL, 207, p. 322 etc.) Eigene Muskeln (s. darüber z. B. bei DÜRKEN, 77; dieselben sollen bei *Ephemerella* und *Centroptilum* als laterale Teile der Dorsoventralmuskulatur ent-

standen sein, welche durch die zu Tracheenkiemen umgewandelten Ausstülpungen der Tergite abgespalten wurden) können diese Atmungsorgane rhythmisch bewegen, was besonders bei den blattartigen Kiemen der Fall ist. Bei den von uns untersuchten Larven wurden entweder sämtliche Kiemen bewegt, oder die proximalen, während das distalste Paar (das am stärksten entwickelt war) in Ruhe verblieb, indem durch das Spiel der vorderen Paare das äußere Medium um dasselbe erneuert wurde. Bei *Tricorythus* decken die vorderen mächtig entwickelten Tracheenkiemen die distalen, bei *Baetisca* und *Prosopistoma* (Fig. 36) wird durch Auswüchse des Prothorax und Mesothorax eine Art Atemkammer erzeugt, in welcher ein Atemstrom unterhalten wird; bei *Baetisca* strömt das Wasser durch eine hinten befindliche Oeffnung hinein; bei *Prosopistoma* kommen zwei ovale ventrale seitliche Oeffnungen und eine mediane dorsale (aus welcher das Wasser herausströmen soll) vor. Joly und Vayssières (141 h) haben die in der Kammer befindlichen Kiemenpaare des (1.—6. Segmentes) in rhythmischer Ventilationstätigkeit gesehen. Nach Vayssières (341) vollführen hauptsächlich die zwei vorderen Paare der Tracheobranchien die nötigen komplizierten Exkursionen (welche er eingehend beschreibt), während die vier hinteren wesentlich nur solche Bewegungen ausführen, durch die das Atemwasser zwischen ihren Atemflächen eingeführt wird.

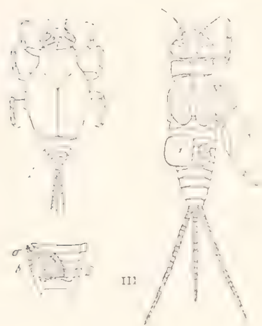


Fig. 36. Geschützte Pseudobranchienapparate: *I* Nymphe von *Baetisca* (vom Rücken, nach Walsh), *II* ein Teil des Abdomens, *b* die Kieme, *a* ihre Artikulation (nach Walsh), *III* Nymphe von *Tricorythus* sp. (vom Rücken, nach Vayssières), *a* Operculum, rechts entfernt, um die Kiemenlamellen zu zeigen. (Aus Berlese, 20).

Je nach den Arten besitzen die Atembewegungen ein verschiedenartiges Aussehen. Bei den von Babák und Foustka (7) untersuchten Larven zeigten die fächerförmigen Lamellen gewöhnlich ein regelmäßiges, von vorn nach hinten gleichsam wellenartig fortschreitendes Spiel, dessen Rhythmus verschieden schnell war und schon bei oberflächlicher Betrachtung eine Beziehung zum Sauerstoffgehalte des Wassers aufwies. Eingehendere Untersuchungen haben sichergestellt, daß in normal durchlüftetem Wasser dieser Atemrhythmus ausbleiben kann; in sauerstoffgesättigtem Wasser können die Kiemen sehr lange in völliger Ruhe, an den Körper angelegt, verbleiben; umgibt man das Tier mit ausgekochtem Wasser, so erscheint z. B. nach 15 Sekunden zuerst eine einmalige von vorn nach hinten fortschreitende Schwingungswelle der beiderseitigen Lamellenreihen, dann kommen Gruppen von solchen Wellen zustande, endlich hält eine ununterbrochene dyspnoische Rhythmik unbegrenzt lange an (bis über 200 Wellengänge in der Minute); nach Uebertragung des dyspnoischen Tieres in ein sauerstoffgesättigtes Medium erfolgt momentan die apnoische Atemeinstellung (reflektorisch bedingt?).

Neuerdings hat V. Dýšek bei mir andere Larven beobachtet, bei denen nur die dorsalen engen lamellenartigen Kiemen sich bewegen,

während die ventralen sich völlig ruhig verhalten, und bei denen hauptsächlich die an den drei proximalen Segmenten befindlichen Kiemenlamellen sich in rhythmischer Bewegung befinden, während die zwei weiteren erst an starker Bewegung Anteil nehmen; das letzte Paar wird aufgerichtet und gewöhnlich bewegungslos gehalten und oscilliert nur bei der zuweilen erscheinenden gleichzeitigen Schwingung aller Kiemenpaare, wogegen es bei den rhythmischen Atemwellen unbeweglich ist; außerdem findet man unter gewissen Umständen eine vibrierende Bewegung der Tracheenkiemen vor, welche nicht regelmäßig fortschreitend, sondern sozusagen unkoordiniert ist, indem die proximalen und die distalen Paare in verschieden rascher zitternder Bewegung sich befinden; es können auch die distalen Paare allein sich bewegen usw. Auch hier ließ sich eine unzweideutige Beziehung zum Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums nachweisen.

Bei der Vorbereitung zur Metamorphose erhalten die Ephemeridenlarven ein silberglänzendes Aussehen, indem sich unter dem Tegumente eine Luftschicht bildet; über den Ursprung derselben ist nichts Näheres bekannt: sie wird wahrscheinlich aus den geöffneten Stigmen entleert (CAUSARD, 45).

Inwieweit der von STERNFELD (320) angegebene „Funktionswechsel des Darmes" bei den metamorphosierten Ephemeriden eine Bedeutung für die Respiration besitzen könnte, läßt sich nicht sagen (der mit mächtigen Ringmuskeln ausgestattete Oesophagus soll, da eine Nahrungsaufnahme nicht stattfindet, nur als Pumpvorrichtung zur Füllung des Mitteldarmes mit Luft dienen, angeblich behufs Erleichterung des Hochzeitsfluges — „zur Erhöhung der Flug- und Schwebefähigkeit" — und der senkrechten Haltung; es soll nämlich der durch die Dilatatoren erweiterte Oesophagus einen luftverdünnten Raum herstellen, der ein Leichterwerden des Kopfes zur Folge hat).

Odonaten (Libelluliden).

Das Tracheensystem der Odonaten ist „partiell geschlossen", ja praktisch könnte man sogar nach dem Beispiele mancher Autoren von „Apneustie" sprechen, insofern es durch die Stigmen aus der Atmosphäre nicht ventiliert wird.

Der alte Insektenkenner RÉAUMUR (273) hat die Stigmen der Libellenlarven mit Oel bestrichen, ohne die Tiere irgendwie geschädigt zu sehen (p. 399); allerdings hat er anerkannt, daß das Oel die Stigmen wahrscheinlich nicht verschließt und in die Tracheen nicht eindringt (diese könnten rasch in den Stigmen verschlossen werden). LYONET hat nach Erwärmung des Wassers aus den prothorakalen Stigmen der Libellenlarven Luftblasen stoßweise sich entleeren sehen. Ueber das Offensein der Stigmen bei den Odonaten herrschte in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts überhaupt ein ausgedehnter Streit (CARUS, BURMEISTER, DUFOUR, NEWPORT, OUSTALET u. a.). PALMÉN (240) glaubt in seiner grundlegenden Schrift über die Morphologie des Tracheensystems behaupten zu dürfen, daß trotz der Anwesenheit äußerlich sichtbarer Stigmen das Tracheensystem der Libellenlarven geschlossen ist; er stimmt mit OUSTALET überein, daß das erste thorakale Stigmenpaar durch eine feine Membran versperrt und auch das zweite durch eine Art Trommelfell verschlossen ist; doch OUSTALET (237) hält am Ende seiner Erwägung die Larvenstigmen nicht für bloße Andeutungen der künftigen Imagostigmen, sondern meint, daß die vordersten Stigmen „entreouverts" sind und daß kein anderes Hindernis der direkten Luftventilation entgegensteht, als die erwähnte feine Membran am Grunde der Stigmenkammer, durch die das Eindringen von Wasser verhindert wird; mit DUFOUR (70, 73) glaubt er, daß sie der Luftaufnahme

dienen dürften, wenn das Tier bei Austrocknung des Tümpels oder während der Metamorphose (wenn die Kiemen resorbiert werden) der Luftatmosphäre ausgesetzt ist. DUFOUR hat die Bedeutung der respiratorischen Tätigkeit dieser Stigmen bei der Larve aber im ganzen gering geschätzt, da er sie nach völligem Abschluß von der Wasseroberfläche viele Tage bei voller Gesundheit leben sah. OUSTALET gibt an, daß das metamorphosierende Tier stirbt, wenn es im Wasser gehalten wird.

Gegenüber PALMÉN weist HAGEN (121, 123) nebst den historischen Angaben auf eigene Erfahrungen hin: bei Tötung der *Aeschna*-Larve mit einer heißen Nadel treten aus den prothorakalen Stigmen kleine Luftblasen hervor; er findet, daß die prothorakalen Larvenstigmen sich in ihrer Ausbildung nicht viel von den Imagostigmen unterscheiden, indem die Tracheen bis in das Stigma hinein völlig entwickelt zu sein pflegen; sie dienen bei der Larve wohl wenigstens zum Auslassen des Gasinhaltes des Tracheensystems; ähnliches gilt wahrscheinlich auch von dem mesothorakalen Stigmenpaare (der Plattenverschluß soll aber bei der Larve fester sein). Die abdominalen Stigmen werden vielleicht bei der Larve nicht gebraucht (doch traten beim Aufspießen der Larve auf eine erhitzte Nadel auch hier Luftblasen aus). Auch nach DEWITZ (61) sind bei erwachsenen Nymphen besonders die vorderen Bruststigmen vollständig entwickelt und stehen mit einem nicht zusammengefallenen, mit Spiralfaden versehenen Tracheenstamme in Verbindung; unter dem Präparationsmikroskop gelingt es, die beiden Stigmenränder leicht voneinander zu ziehen; wurde eine erwachsene Nymphe in dünne Alkohollösung gebracht, so perlte aus dem großen Bruststigma einer Seite eine Schnur von Luftblasen empor. Halberwachsene Larven der Aeschniden, deren Bruststigmen noch unausgebildet sind, zeigen dieses Verhalten gewöhnlich nicht. — Erwachsene Aeschnidennymphen nähern sich nach DEWITZ' Beobachtungen in ausgekochtem Wasser zuweilen auch mit der Brust dem Wasserspiegel, um ihr Tracheensystem von da aus zu ventilieren, während die jungen Larven nur ihr Abdomen (resp. den Enddarm) durchlüften. Als er weiter bei einer reifen Nymphe sowohl die Hinterleibsspitze als auch die Bruststigmen mit Kollodium verklebt hatte, wurde das Tier (in feuchter Atmosphäre gehalten) gleich sehr matt und ging am zweiten Tage zugrunde, während das Kontrolltier, bei welchem nur die Hinterleibsspitze verklebt war, munter blieb (ähnlich auch ein anderes, dem nur die Bruststigmen verschlossen worden waren); demgegenüber stirbt ein halberwachsenes Jungtier nach der alleinigen Verklebung der Hinterleibsspitze in einigen Stunden.

Bei den Larven der Odonaten ist das vordere Bruststigmenpaar schon bei sehr kleinen Jugendformen bereits ausgebildet, dementsprechend läßt sich schon bei 6 mm langen Larven (mit noch ganz kurzen Flügelscheiden) durch Alkoholbehandlung Luftblasenbildung an den erwähnten Stigmen hervorrufen, allerdings bei reifen Nymphen in reichlicherer Menge. Im ausgekochten Wasser steigen reife Nymphen von *Libellula quadrimaculata* mit dem Kopfe voran zur Wasseroberfläche und erheben auch die Brust darüber, um Luft in die Stigmen aufzunehmen: es soll sich dabei der Thorax sichtlich ausdehnen (den frühen Jugendstadien soll diese Fähigkeit abgehen). Nach Zukleben sowohl der Hinterleibsspitze als auch der Bruststigmen gehen erwachsene Nymphen in 1—2 Stunden ein, während sie noch nach

12 Stunden munter sind, wenn es ihnen ermöglicht wird, nur die Bruststigmen zu ventilieren (bei alleiniger Darmatmung bleiben sie allerdings am Leben).

Auch bei Agrionidenlarven wurde die Luftdurchlässigkeit der Bruststigmen nachgewiesen; reife Nymphen steigen am Holzstabe in ausgekochtem Wasser bis zur Oberfläche, wo sie den Körper von dem Stabe abheben und parallel zum Wasserspiegel stellen, wobei der gewölbte Rückenteil der Brust in die Luft herausragt; nach Verjagung wiederholen die Tiere dasselbe Verhalten; die frühen Stadien haben noch nicht die zur Luftaufnahme in die Bruststigmen (diese lassen aber in Alkohollösung schon Luftblasen austreten) nötigen Muskelapparate ausgebildet.

Nach ROSTER (284) besteht der Verschluß der Stigmen aus einer feinen Membran, welche auch in der abgestreiften Nymphenhaut zu sehen ist; wenn diese auch für das Wasser undurchgängig ist, könnte sie doch Gase hindurchlassen. — Auch MARTIN (196) hat die Existenz eines „propneustischen“ Tracheensystems der (Ephemeriden- und) Libellulidenlarven (*Aeschna*) nachgewiesen (ohne von DEWITZ' Untersuchungen Kenntnis zu haben).

Die Tracheenkiemen der Odonaten sind einerseits außen als Schwanzanhänge ausgebildet, andererseits im Enddarme (Rectum) als innere Kiemen entwickelt. Beide Organe zugleich kommen bei den Agrioniden vor; die drei blattartigen Hinterleibsanhänge hat DEWITZ (61) entfernt und trotzdem die Tiere wochenlang ohne irgendwelche Störung am Leben erhalten. JANDA (141b) hat bei den Agrionidenlarven die einzelnen oder alle drei Schwanzkiemen entfernt, wonach die Tiere manchmal geraume Zeit (mehrere Monate) am Leben blieben und keine besonderen Störungen erkennen ließen (über die Regeneration der Kiemenorgane s. das Original). Er berichtet auch, wie in der Ruhestellung der Enddarmabschnitt des Körpers behufs Wasserwechsels rhythmisch bewegt wird (die Schwanzkiemen sind auf Autotomie eingerichtet, da eben wegen dieser Bewegungen verschiedene Raubtiere auf sie aufmerksam gemacht werden). Bei den Calopteryginen (*Euphaea*, *Anisopleura*) bestehen an den ersten Abdominalsegmenten lateral angebrachte fadenförmige oder kegelförmige (an *Sialis* erinnernde), sowie drei endständige kaudale, blattartige, äußere Tracheenkiemen und drei blattartige rectale (BERLESE, 20). Bei den *Aeschna*-Larven u. a. sind als Schwanzanhänge nur drei stachelartige, mit Borsten besetzte Gebilde vorhanden, die keine respiratorische, sondern nur schützende Funktion haben usw.

Ueber die morphologischen sowie physikalisch-chemischen Verhältnisse der inneren Kiemen s. kurz bei WINTERSTEIN (368, p. 124). GILSON und SADONES (106) heben mit Nachdruck hervor, daß bei *Libellula depressa* jede Kiemenlamelle drei konische Säulchen trägt, die vielleicht die Räume zwischen den benachbarten Lamellen für den Wasserzutritt offen erhalten.

Die lebhaften, räuberisch lebenden Libellulidenlarven zeichnen sich durch energischen Stoffwechsel aus, und ihre kräftigen Atembewegungen des Abdomens, durch welche die große respiratorische Oberfläche der Rectalkiemen mit frischem Atemwasser bespült

wird, haben schon seit langem die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gezogen.

Réaumur (273) hat wahrgenommen, daß die „jets d'eau" zuweilen stark und frequent, ein andermal selten und gering sind, so daß nur eine langsame Zirkulation des Wassers am Hinterende der Larve zustande kommt; bei Herausnahme aus dem Wasser entsteht ein mächtiger Wasserstrahl; hält man die Larve einige Zeit außerhalb des Wassers, so wird ein starkes Atembedürfnis geweckt, und das Tier weist dann im Wasser heftige und rasche Atmungen auf (p. 394). Beobachtet man die atmende Larve, während sie durch starkes Licht durchleuchtet wird, so scheint es, als ob im Innern des Hinterleibes ein großer Kolben nach vorn sich bewegte, so daß die fünf hinteren Glieder gleichsam entleert werden, wobei das Wasser in den Hinterleib eingesaugt wird; nachher kehrt der Kolben zurück, und das Wasser wird ausgespritzt; wenn man in dem Augenblicke, wenn der Kolben möglichst weit nach hinten kommt, den Hinterteil des Abdomens mit der Schere abschneidet, so findet man ihn voll von festen Teilen, dagegen leer, wenn der Schnitt geführt wurde, als der Kolben möglichst kopfwärts sich entfernte. Es handelt sich da um eine komplizierte Struktur von Tracheen, welche Réaumur eingehend beschreibt (p. 397).

Auch Spallanzani, Roesel, Hausmann, Treviranus, Burmeister u. a. haben den Atembewegungen der Libellenlarven Aufmerksamkeit gewidmet. — Suckow (323) beschreibt die Darmrespirationseinrichtungen und das ganze Tracheensystem überhaupt (und erwähnt die große, „ziemlich flaschenförmige Blase" im vorderen Mastdarmabschnitte, die „das Auf- und Niedersteigen des Tiers im Wasser erleichtern, nebstdem aber bei der Darmentleerung tätig sein soll, indem durch ihren Luftinhalt der Druck auf die Exkremente ausgeübt wird, sowie zugleich der Gaswechsel während des Entleerungsaktes ermöglicht wird"). Im ganzen scheint Suckow überhaupt der Meinung zu sein, daß die Luft in den Darm aufgenommen wird (s. darüber weiter).

Nach Barlow (11) kommen bei den von ihm untersuchten Larven in der Ruhe 45, bei steigender Temperatur bis 110, bei elektrischer Reizung sogar 150 Respirationen in 1 Minute vor.

Die Atemmuskelmechanik schildert Matula (199) etwa folgendermaßen: Als Exspiratoren führt er außer den „geraden Seitenmuskeln" (von den Seitenwänden des Rückenschildes zu der Grenze zwischen Bauchschild und Seitenschild desselben Segmentes) noch die „schiefen Seitenmuskeln" (von der Seitenwand des Rückenschildes zur Grenze zwischen Seitenschild und Bauchschild des nächstfolgenden Segmentes) an, durch deren Tätigkeit zugleich eine kleine Verkürzung des Abdomens resultiert (in der Norm nicht deutlich). Aber auch die Inspiration soll teilweise aktiv bedingt sein: der betreffende Muskel zieht zwischen dem 4. und 5. Abdominalsegment über den Darm hinweg (er verbindet die Seitenwände des Rückenschildes); außerdem erwähnt er noch zwei transversale Muskeln, über deren Tätigkeit er aber nichts Sicheres angibt.

Im folgenden wollen wir die Bedingungen des Atemrhythmus der Libellulidenlarven insbesondere auf Grund der in letzter Zeit ausgeführten Untersuchungen eingehend schildern, da wir hier eigentlich den einzigen Fall vor uns haben, wo die Verhältnisse der Atemregulation bei den Tracheaten systematisch bearbeitet sind (s. außerdem noch *Dytiscus* bei den Coleopteren). Es läßt sich hoffen, daß dadurch manche Untersuchung an anderem

Material aus der unerschöpflichen Fülle dieser Tiergruppe angeregt werden könnte (s. BABÁK und FOUSTKA, 7).

In der Norm folgt der Exspiration sogleich die Inspiration nach, während, besonders bei langsamem Atemrhythmus, die immer gedehnter verlaufende Inspiration in eine zuweilen lange Inspirationspause überzugehen pflegt. Die Exspiration zeigt gewöhnlich einen steilen, sehr wenig abgeänderten Verlauf, während die Inspiration in ihren sämtlichen Einzelheiten hochgradig variiert. Der normale Atemstillstand erscheint in einer der Inspiration sehr nahe gelegenen Stellung (seltener in voller Inspiration, zuweilen, besonders auch bei reflektorischer Hemmung, im Exspirationszustande).

Als verstärkte Exspirationen sind die Schwimmbewegungen aufzufassen, welche durch Rückstoß erfolgen, indem bei der gleichartigen mächtigen Verkürzung der geraden und schiefen dorsalen und der ventralen Längsmuskeln, sowie der Seitenmuskeln ein starker Wasserstrahl aus dem After hervorspritzt. Sitzt das Tier nahe der Oberfläche, so kann derselbe einige Dezimeter weit in die Luft reichen. In meiner Abhandlung habe ich eine Reihe von diesbezüglichen Beobachtungen gebracht.

Die Ventilation des Enddarmes geschieht rhythmisch, indem die drei spitzigen Ausläufer des Hinterleibes voneinander entfernt sind, durch die Rectalöffnung, deren dreiteilige Verschlußklappe leicht oscilliert. Zuweilen wird die Ventilation unterbrochen: dann schließt sich der After, und die Schwanzborsten legen sich oft dicht aneinander, gleichsam eine einheitliche Spitze bildend (dies erscheint besonders regelmäßig bei den Abwehrbewegungen mit den Stacheln).

Von den auch unter natürlichen Verhältnissen vorkommenden Reizen haben wir besonders den starken inhibitorischen Einfluß der Wasserdruckabnahme hervorgehoben; durch verschiedene mechanische Reize (Erschütterung, Berührung) läßt sich dann wieder der reflektorische Atemstillstand unterbrechen. Die schonende Fesselung sogar in Rückenlage (behufs graphischer Registrierung) übt, besonders nach der Gewöhnung, keinen störenden Einfluß aus.

Ueber die Innervation dieser ausgiebigen Atembewegungen hat wohl zuerst MARSHALL HALL (195) nachgeforscht: „jedes Ganglion längs der Ganglienkette ist der Medulla oblongata als dem Zentralorgan der Respiration analog.“ BAUDELOT (13) berichtet dann, daß der Atemrhythmus nach der Köpfung der Larve sehr regelmäßig ist (26 in einer Minute), aber den anderen Tag schwach wird und erlischt; weiter hat er hinter dem Metathorax eine Ligatur angebracht und vor derselben den Vorderkörper reseziert, wodurch noch das erste Abdominalganglion entfernt wurde: nach 2 Stunden erschien eine Steigerung des (etwas unregelmäßigen) Atemrhythmus auf 18 in einer Minute, und noch den anderen Tag nachmittags konnten schwache Atembewegungen verzeichnet werden; endlich hat er am 5. Abdominalsegmente Ligatur und Sektion durchgeführt: die schwachen unregelmäßigen Atembewegungen wurden noch nach 24 Stunden beobachtet.

LUCHSINGER (187) hat, ohne von seinen Vorgängern zu wissen, nach Abtrennung der letzten vier Abdominalringe mit scharfem Scherenschlage nach einer Ruhepause von einigen Mi-

nuten eine lange Reihe kräftiger, rhythmischer Atembewegungen des Fragmentes beobachtet. Aehnliches hat LANGENDORFF (176) angegeben, sogar noch bei Teilstücken von $1^1/_2$ Abdominalringen; *Libellula depressa* mit 21 Atemakten in 15 Sekunden wies bald nach Dekapitation 17, dann 16, nach $^1/_2$ Stunde 12 regelmäßige kräftige Respirationen auf; der isolierte Hinterleib 8, nach 2 Minuten 7, im Sonnenlichte 16, nach 7 Minuten 36, nach 16 Minuten 29, später 27 Atemzüge; die sechs letzten Segmente 26, nach Durchschneidung die zwei vorderen 18, die vier hinteren 16 in 15 Sekunden (allmählicher Schwund). Jedes Segment stellt also mit seinem Bauchmarkganglion eine physiologische Einheit vor. (Ueber neuere Versuche am Zentralnervensystem weiter unten.)

In gewöhnlich durchgelüftetem Wasser kommt entweder ganz regelmäßiger ununterbrochener Atemrhythmus vor, oder ein periodischer Atemtypus, indem durch längere Apnoën getrennte Atemgruppen zustande kommen (BABÁK und FOUSTKA, 7). Durch stärkere Sauerstoffversorgung des Wassers werden die apnoischen Pausen immer mehr verlängert (bis auf die Dauer einer halben Stunde) und zugleich die Amplituden der Atembewegungen sowie ihre Frequenz in den Atemgruppen verkleinert. Demgegenüber wird die periodische Atmung in einen ununterbrochenen Atemrhythmus verwandelt, wenn Sauerstoffmangel im äußeren Medium erzeugt wird; sogar viele Stunden kann dann im ausgekochten Wasser eine echte Dyspnoë verfolgt werden, mit stark erhöhter Frequenz und Amplitude der Atemakte (die Verkleinerung der Exkursionen, welche endlich erscheint, läßt sich als Ermüdungserscheinung der Atemmuskeln oder Erschöpfungssymptom des zentralen Nervensystems auffassen). Demnach hat sich der Sauerstoffmangel als Auslösungsreiz der Tätigkeit der nervösen Zentralorgane der Atemmuskeln erwiesen (Fig. 37). Demgegenüber wirkt die Kohlensäure in keinem Falle ähnlich: die Zugabe derselben zum äußeren Medium von den kleinsten bis allmählich zu den größtmöglichen Mengen bewirkt, sofern das Wasser mit Sauerstoff versorgt ist, keine dyspnoische Erscheinung, ja man kann bei viel Kohlensäure enthaltendem Wasser die üblichen apnoischen Pausen beobachten. Höchstens wird die Amplitude der Exkursionen etwas erhöht, aber durch die Dehnung der Inspirationsphase wieder die Atemfrequenz vermindert, bis endlich — als Narkoseanzeichen — starke Frequenz- und Amplitudeherabsetzung resultiert (Fig. 38 und 39).

Es war noch ein anderer Weg offen, um über die inneren Verhältnisse der Regulation des Atemrhythmus Auskunft zu erhalten. BABÁK und ROČEK (8) haben die Temperaturkoëffizienten der Atemfrequenz Q_{10} zu bestimmen gesucht, einerseits bei guter Versorgung des Zentralnervensystems mit Sauerstoff, andererseits bei Sauerstoffmangel: die Durchschnittswerte derselben betrugen im ersten Falle 1,8, im zweiten 2,2; der Unterschied wird am größten bei niedrigen Temperaturen (4—6° bis 14—16° C: hier beträgt er bei Sauerstoffüberschuß 2,4 gegen 3,4 bei Sauerstoffmangel), sinkt bei den mittleren (10—20° bis 20—30° C) und gleicht sich bei den höheren aus, ja erreicht sogar zuletzt im Sauerstoffüberschuß höhere Werte als im Sauerstoffmangel. Dieses sehr verschiedene Verhalten der Temperaturkoëffizienten der Atemrhythmik zeugt davon, daß sich das

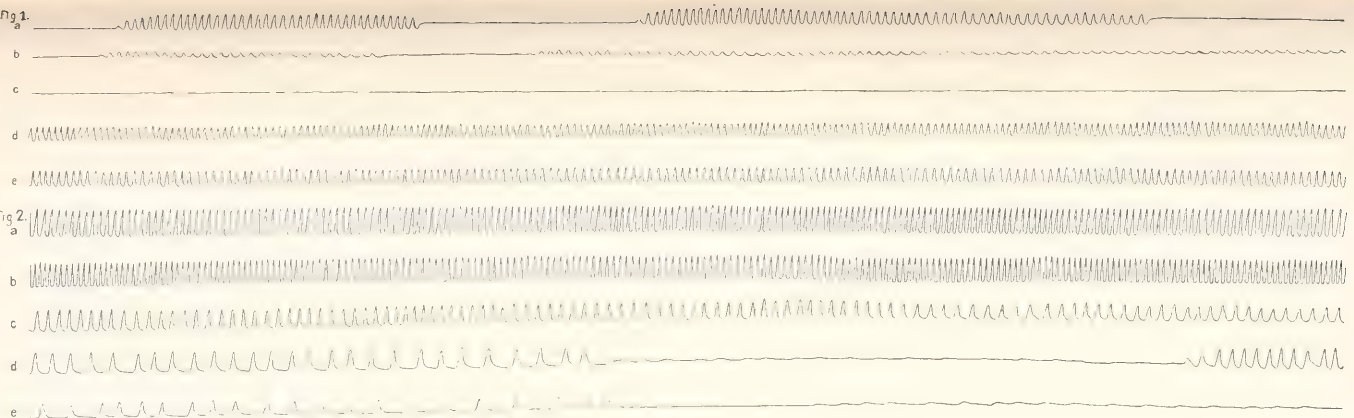


Fig. 37.

Fig. 39.

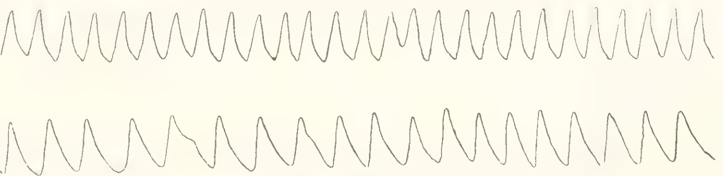


Fig. 38.

Fig. 37. Atemrhythmus der *Aeschna*-Larve (aus Babák und Foustka, 7). 1a Normaler Atmungsrhythmus im durchlüfteten Wasser: periodische Atmung. 1b im sauerstoffgesättigten Wasser: periodische Atmung mit verkleinerten Amplituden, in Apnoë 1c übergehend. 1d und 1e Dyspnoë im ausgekochten Wasser. 2a und 2b starke Dyspnoë im ausgekochten Wasser, welche im durchlüfteten Wasser — 2c — allmählich sich lindert, um in 2d in periodische Atmung und apnoische Perioden überzugehen.

Fig. 38. Atemrhythmus der *Aeschna*-Larve (aus Babák und Foustka, 7). Oben Atmung im sauerstoffgesättigten Wasser; unten wurde dem sauerstoffgeschwängerten Wasser Kohlensäure beigemengt.

Fig. 39. Atemrhythmus der *Libellula*-Larve (aus Babák und Foustka, 7). 1. Zeile Dyspnoë im sauerstoffarmen Wasser; in der 2., 3., 4. Zeile wurden geringe bis große Mengen von Kohlensäure dem sauerstoffarmen Medium zugesetzt; 5. und 6. Zeile Atmung nach der Entfernung des kohlensäurehaltigen Mediums im sauerstoffarmen Wasser (es kehrt die ursprüngliche Dyspnoë zurück).

Lebensgeschehen in den zentralen Atemorganen, soweit es die rhythmisch erfolgenden Innervationsentladungen nach den Atemmuskeln hin bedingt, je nach den Bedingungen der Sauerstoffzufuhr qualitativ abweichend gestaltet.

Da die Atemfrequenz im Sauerstoffmangel bei Erhöhung der Temperatur (die höchsten Werte ausgenommen) stärker anwächst, als im Sauerstoffüberschuß, so könnte man dies als einen speziellen Fall der allgemeinen Reizbarkeitssteigerung des Zentralnervensystems auffassen. Der nervöse Atemregulationsmechanismus der Libellenlarven erscheint als eine auf die Oscillationen des Sauerstoffgehaltes im äußeren Medium fein eingestellte Einrichtung, den Atemzentren der meisten Wirbeltiere vergleichbar. Der Sauerstoffmangel erscheint da als der eigentliche Atemreiz.

Unsere Ergebnisse wurden neuerdings von Matula (199) in bemerkenswerter Weise vervollständigt, indem es dem Autor gelungen ist, das innere Getriebe in dem Regulationsmechanismus der Atembewegungen von einer neuen Seite zu beleuchten, und zwar an demselben Objekte, der *Aeschna*-Larve. Matula hat vor allem gezeigt, daß nach der Dekapitation (d. h. Entfernung des Cerebral- und Unterschlundganglions) die Atemfrequenz allmählich, aber bedeutend ansteigt (von etwa 15—18 auf 36—40 in einer Minute) und die Amplitude der Atemakte sich gleichfalls vergrößert. Demgegenüber bewirkt die Zerstörung des ersten Thorakalganglions (bzw. die Durchschneidung der Kommissur zwischen dem ersten und zweiten Thorakalganglion) eine momentane bedeutende Frequenzerniedrigung des Atemrhythmus (von 38—44 beim dekapitierten Tiere auf 7—8 in einer Minute); aber die Exstirpation des zweiten oder dritten Thorakalganglions ändert nichts mehr. Da das erste Thorakalganglion das Ganglion des ersten Beinpaares ist, hat der Autor in anderen Versuchen nur das erste Beinpaar (oder alle Beinpaare) entfernt: es vermindert sich die Atemfrequenz des dekapitierten Tieres sehr langsam und allmählich, allerdings nicht auf den Wert nach der Exstirpation des ersten Thorakalganglions (z. B. von 46 nach 3 Minuten auf 30, nach 8 Minuten auf 24 in einer Minute); es genügt, bloß die Tarsalglieder der Vorderbeine abzuschneiden, um diese Erscheinung hervorzurufen (demgegenüber bringt das Entfernen der beiden hinteren Beinpaare bei Vorhandensein der Vorderbeine keine deutliche Frequenzerniedrigung zustande). Die frequenzherabsetzende Wirkung der Entfernung des ersten Beinpaares gibt sich nur beim dekapitierten Tiere kund (welches abnorm frequent atmet), nicht beim normalen Tiere. Endlich ist hervorzuheben, daß nach bloßer Dekapitierung, sowie nach Dekapitierung und Abschneiden von zwei Beinpaaren (oder aller Beine bis auf ein einziges) oder auch nach bloßer Entfernung sämtlicher Beine (aber mit Belassung des Kopfes) das Tier tagelang am Leben bleibt, während nach Entfernung sämtlicher Beine das dekapitierte Tier eine vollständige Erschlaffung der Abdominalmuskulatur aufweist, infolge deren die Atemexkursionen immer schwächer werden und endlich aufhören.

Diesen Ergebnissen stellt der Autor die Experimente an den Abdominalganglien gegenüber: die Exstirpation des letzten Abdominalganglions vernichtet für immer die Atem-

bewegungen; die Durchtrennung des Bauchstranges zwischen letztem und vorletztem Abdominalganglion hat zur Folge, daß die (vom letzten Abdominalganglion versorgten) drei letzten Segmente — auch nach völliger Abtrennung vom übrigen Körper, wie dies schon die früheren Autoren erkannt hatten — weiteratmen. Man kann das letzte Abdominalganglion für ein reflektorisches Atemzentrum halten, denn nach Abschneiden des letzten Abdominalsegmentes (mit den Analstacheln und den Analklappen), von dessen Rezeptoren wohl die hauptsächlichsten afferenten Impulse (nach des Autors Ansicht in erster Reihe durch die beständig vor sich gehenden leichten Bewegungen des Wassers hervorgebracht) dem letzten Abdominalganglion zufließen, wird die Atmung eingestellt. Allerdings besteht hier kein einheitliches Atemzentrum, denn auch die übrigen Abdominalganglien sind hier Atemzentren, deren Tätigkeit — auch nach Isolierung — durch verschiedene Reizung sich hervorrufen läßt. — Ueber die reflektorische Beeinflussung des Atemrhythmus beim normalen sowie beim dekapitierten Tiere teilt MATULA mit, daß durch leichte mechanische oder elektrische Reizung nach kurzer Hemmung eine auffallende Erhöhung des Atemrhythmus hervorgebracht wird, besonders am normalen Tiere: höchst bemerkenswert ist die Angabe, daß dann beim normalen Tiere weit früher (bis 8mal) der Ausgangszustand hergestellt wird, als beim dekapitierten. Ohne das erste Thorakalganglion aber ist überhaupt keine Frequenzsteigerung erzielbar. — Eine Atemeinstellung läßt sich beim Herausheben des Tieres aus dem Wasser, auch bei Füllung des Enddarmes mit Luft beobachten; wenn aber das letzte Abdominalsegment ins Wasser getaucht ist, atmet das Tier weiter (etwas langsamer), was ebenfalls dafür zeugt, daß die Hauptquelle der afferenten Atemimpulse im letzten Hinterleibssegmente zu suchen ist: die Berührung mit Wasser ruft von da die Atembewegungen hervor, die Berührung mit Luft hemmt dieselben. Demgegenüber beeinflussen die stärksten chemischen Reize, durch welche sogar die Gewebe der Darmwand vernichtet werden, die Atmung nicht: diese wird fortgesetzt, bis die Schädigung irreparabel ist.

Der Autor stellt eine einheitliche Theorie auf, um nach Möglichkeit die sämtlichen angeführten Tatsachen zusammenzufassen; in mancher Hinsicht ist dieselbe UEXKÜLLS und JORDANS Anschauungen über die Tätigkeit der zentralen Nervenorgane verwandt. Er nimmt an, daß aus den Rezeptoren (insbesondere der Tarsalglieder des ersten Beinpaares) dem ersten Thorakalganglion Erregungen zufließen, auf Grund deren hier potentielle (latente) „nervöse Energie“ erzeugt wird: auf Kosten derselben wird die nervöse Arbeit der verschiedenen Reflexvorgänge und auch der Atemrhythmik verrichtet, indem sich die potentielle Energie auf Veranlassung der afferenten Impulse — reflektorisch — in die kinetische Energie der efferenten Erregung verwandelt. (Man muß, wie ersichtlich, grundsätzlich die reflektorische Tätigkeit von derjenigen der Erzeugung der potientellen „Nervenenergie“ unterscheiden.) Den reflektorisch tätigen abdominalen Atemzentren, deren nervöses Potential mit jedem Atemzug auf ein Minimum sinkt (wegen ihrer sehr geringen Kapazität), fließt aus dem ersten Thorakalganglion, dessen Kapazität verhältnismäßig groß und dessen Potential am höchsten unter den sämtlichen Zentralnervensystemsabteilungen steht, beständig „Nervenenergie“ zu. Die Frequenz der Atemrhythmik wird um so höher sein, je rascher der Ersatz der verbrauchten Energiemengen aus dem ersten Thorakalganglion erfolgt (in anderen Worten: das Refraktärstadium zwischen den

einzelnen Atemzügen wird verkürzt). Nun stellen aber die Kopfganglien das Gebiet des niedersten Potentials und der größten Kapazität vor und saugen also gleichsam die „Nervenenergie" in sich hinein: fällt nach der Dekapitation diese Beeinflussung fort, so vergrößert sich die Frequenz der Atemrhythmik, da die Atemzentren jetzt den einzigen Weg zum Abflusse der „Nervenenergie" darbieten. — Das erste Thorakalganglion ist zugleich ein Energiereservoir: nach Wegfall der Vorderbeine (als Energiequelle) besitzt dasselbe noch für längere Zeit einen Energievorrat, so daß nur allmählich die Frequenzerniedrigung der Atemrhythmik erfolgt, während dies momentan zustande kommt nach Exstirpation des Ganglions. — Die Entfernung der Beine, deren Rezeptoren infolge der beständigen leichten Reizung von außen beständig neue „Nervenenergie" erzeugen, bedingt eine rasche Verarmung des Energievorrates des Nervensystems, also baldige Erschlaffung des ganzen Körpers, Reflexunerregbarkeit, Atemeinstellung. — Die reflektorisch auslösbare Atemfrequenzsteigerung wird durch die Erzeugung einer großen Menge von potentieller Energie erklärt: während aber beim normalen Tiere das stark erhöhte Potential des ersten Thorakalganglions bald durch die Kopfganglien zur Norm zurückgeführt wird und also auch sehr bald der zuerst stärkere Energiezufluß zu den Atemzentren wieder normal wird, bleibt beim dekapitierten Tiere die Atemfrequenz lange erhöht, da der Energieüberfluß nur in den Abdominalganglien verbraucht wird.

Der Autor glaubt auf Grund seiner Versuche schließen zu dürfen, daß BABÁKs Ansicht über die Wirkung des Sauerstoffmangels unhaltbar ist. Nach der Dekapitation kommen nur kürzere, wahrscheinlich reflektorisch hervorgerufene Atemstillstände vor; bei dem Stattfinden energischer und frequenter Atmung kann man nicht von Sauerstoffmangel sprechen. Und nach Entfernung des ersten Thorakalganglions wird stark verminderte Amplitude und Frequenz der Atemzüge beobachtet sowie das Erscheinen von scheinbar spontanen längeren Atempausen, obwohl hier wohl Sauerstoffmangel besteht. Endlich wird durch Exstirpation des letzten Abdominalganglions oder nach bloßem Abschneiden des letzten Hinterleibssegments (ohne Ganglionverlust) die Atmung eingestellt, obwohl durch direkte Reizung des Bauchstranges Atembewegungen ausgelöst werden. Um unsere unzweideutigen Ergebnisse über die dyspnoëweckende Wirkung des Sauerstoffmangels und apnoëerzeugende Wirkung des Sauerstoffüberschusses beim normalen Tiere zu beleuchten, hat er besondere Untersuchungen angestellt. Es hat sich da gezeigt, daß nur beim normalen Tiere unsere Ergebnisse bestätigt werden, dagegen nach Exstirpation des Cerebralganglions oder nach Dekapitation (sowie nach Vernichtung des ersten Thorakalganglions) nicht mehr. Demzufolge beeinflußt der Sauerstoffmangel den Atmungsrhythmus durch Vermittlung des Gehirnganglions. Der Autor hat weiter gezeigt, indem er nach Art unserer Untersuchungen über die Temperaturkoëffizienten geeignete Versuche durchführte, daß der Temperaturkoëffizient bei den dekapitierten Tieren größer ist als bei den normalen im sauerstoffreichen Medium befindlichen Tieren und ungefähr von gleichem Werte wie der Temperaturkoëffizient des normalen in sauerstoffarmem Wasser gehaltenen Tieres; oder in kurzen Worten, daß sich das normale Tier bei Sauerstoffmangel wie ein kopfloses verhält.

Nach der erörterten Theorie des Autors könnte man sich vorstellen, daß bei Sauerstoffmangel eine solche Veränderung des Cerebralganglions stattfindet, daß das

mit ihm verbundene erste Thorakalganglion sein Potential erhöht und demgemäß mehr Nervenenergie den abdominalen Atemzentren zusendet; es könnte sich um eine Verminderung der Kapazität oder eine Vergrößerung des Potentials im Cerebralganglion handeln u. ä.

Wie wir gesehen haben, ist MATULA in der Analyse der von BABÁK sichergestellten Regulation des Atemrhythmus weit vorgedrungen. Seine Meinung aber, wonach es sich bei der im Sauerstoffmangel beim intakten Tiere zustande kommenden Frequenzsteigerung um „keine Dyspnoë“ handelt, teilen wir nicht. Im folgenden wollen wir ganz kurz den Tatbestand von unserem Standpunkte aus zusammenfassen.

MATULA hat gezeigt, daß bei der *Aeschna*-Larve kein (gleichsam) einheitliches, auf einen bestimmten Abschnitt des Zentralnervensystems beschränktes Atemzentrum besteht: als zentrale Atemorgane sind einerseits die einzelnen abdominalen Ganglien tätig, indem sie auch nach Isolierung bei direkter Reizung Atembewegungen des betreffenden Hinterleibsabschnittes bedingen, oder auch als zusammenhängender abdominaler Bauchstrang den Atemrhythmus des ganzen Abdomens reflektorisch hervorbringen; aber auch in den Thorakalganglien und vor allem in dem ersten sind höchst wichtige Zentralapparate der abdominalen Atembewegungen lokalisiert, ja sogar in dem Cerebralganglion, denn der Autor hat gezeigt, daß hier der Regulationsmechanismus liegt, welcher das Tier befähigt, seine Atembewegungen auf den Sauerstoffgehalt des äußeren Mediums einzustellen, was wohl für das Leben von grundlegender Bedeutung ist. Beim normalen Tiere bedingt also das Cerebralganglion das Erscheinen der Apnoë im sauerstoffreichen, der Dyspnoë im sauerstoffarmen Medium: denn auf welche Weise immer die Verstärkung der Atemzüge und Vermehrung ihrer Frequenz im Sauerstoffmangel hervorgebracht wird, jedenfalls sind wir berechtigt, von Dyspnoë zu sprechen, mit Rücksicht auf den Inhalt dieses bei den Wirbeltieren ausgearbeiteten Begriffes.

Der ganze, nach MATULAS Ermittlungen sehr kompliziert gebaute zentrale Atemapparat stellt bei dem normalen Tiere im Sauerstoffreichtum seine Tätigkeit ein, entwickelt sie aber mächtig im Sauerstoffmangel: wir dürfen da den Sauerstoffmangel als den Auslösungsreiz des Atemrhythmus ansprechen. Allerdings erkennen wir an, daß MATULA für die Teilglieder dieses nervösen Zentralapparates den reflektorischen Ursprung der Atembewegungen oder sogar des Atemrhythmus höchst wahrscheinlich gemacht hat. Ich habe in meinen Abhandlungen über den Ursprung des Atemrhythmus solche Atemzentren, welche höchst genau auf den Sauerstoffgehalt des äußeren Mediums eingestellt sind, als „sekundär automatisch tätige“ zu unterscheiden versucht von den „primär automatisch tätigen“, wo dies nicht der Fall ist; es schien mir nämlich auf Grund von vergleichend-physiologischen und ontogenetischen Untersuchungen die erste Art von Atemzentren als höhere Entwicklungsstufe sekundär zu sein. Bei der *Aeschna*-Larve hätten wir nun in demselben Zentralnervensystem beiderlei Art Atemzentren vor uns: die abdominalen Ganglien sind „primär automatisch tätig“, doch ihre Tätigkeit wird beim intakten Tiere vollständig von dem auf

Schwankungen des Sauerstoffgehaltes des äußeren Mediums eingestellten („sekundär automatischen") Cerebralatemzentrum verdeckt. Damit ist nach meiner Meinung auch Matulas Einwand gegen diese meine Nomenklatur erledigt (denn ich will keinesfalls, wie Matula mir zumutet, mit dem Namen „primär automatisch" irgend etwas über „Spontaneität" aussagen: die letztere halte ich ebenso wie er für problematisch). Behufs weiterer Orientierung verweise ich auf den Abschnitt „Amphibien", wo eingehend über das Vorkommen von alleinigen „primär automatisch tätigen" Atemzentren sowie über das Nebeneinanderbestehen der „primär" und der „sekundär automatisch tätigen" berichtet wird, sowie über ihre Nacheinanderentwicklung während der Ontogenie. —

Schon Palmén (240, p. 38) u. a. haben beobachtet, daß die Libellulidenlarven auch Luft in den Enddarm aufzunehmen und Luftblasen wieder nach außen zu entleeren pflegen. Nach Dewitz (61) kommt dies besonders vor, wenn das Wasser zur Atmung mehr oder weniger untauglich ist. Halberwachsene Jugendstadien von *Aeschna* sah er in einem hohen mit ausgekochtem Wasser gefüllten Zylindergefäße in $^1/_4$—1 Stunde mit der Hinterleibsspitze nach oben zur Wasseroberfläche kriechen und nach Luftaufnahme in den Enddarm wieder herabsteigen: als er durch Druck auf den Hinterleib die darin enthaltene Luftblase entfernt hatte, begaben sich die Tiere sehr bald wieder zum Wasserspiegel. Die frühen Stadien der Agrioniden strecken weder den Hinterteil des Körpers, noch den Vorderkörper (mit den Bruststigmen) heraus, aber sie pendeln im ausgekochten Wasser mit dem Hinterleib, um neue Wassermassen dem Körper zuzuführen. Ueber seitliches Schlagen des Hinterleibes bei *Agrion* und *Lestes*-Larven berichtet Schmidt-Schwedt (298). In der Abhandlung über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei den Libellulidenlarven haben Babák und Foustka (7) ebenfalls über die Luftventilation des Abdomens berichtet, ohne diese Beobachtungen gekannt zu haben; bei dem heftigen Luftauspressen entsteht ein eigenartiges starkes Geräusch. Es ist einleuchtend, daß der Sauerstoff der aufgenommenen Luftblase in das Atemwasser diffundiert, was wohl durch schwache Bewegungen des Enddarmes oder leichte Atembewegungen gefördert wird, so daß die Tracheenkiemen auch in schlechtem äußeren Medium genügend mit Sauerstoff versorgt werden. Winterstein (368, p. 125) spricht von „Notatmung". — Aber schon Dufour (73) hat beobachtet, daß die Libellenlarven tagelang im Wasser hermetisch eingeschlossen werden können, ohne die Luftatmung zu entbehren.

Nach Herausnahme der *Aeschna*-Larven aus dem Wasser werden (s. oben Matula) zwar zuerst die Atembewegungen eingestellt und die Analstacheln heftig aneinander gepreßt, doch nach einiger Zeit, wenn man das Tier dauernd in feuchter Atmosphäre hält, werden die letzteren wieder etwas auseinandergespreizt, und wir können sehen, daß durch die Afteröffnung etwas Luft aufgenommen und wieder ausgepreßt wird, was sich einigemal in verschieden langen Zeitintervallen wiederholt; dabei kann etwas Wasser die Analstacheln (oder das ganze Hinterleibsende) befeuchten; sogar ein Tropfen kann da gebildet werden, den das Tier wieder einsaugt. Es besteht kein Zweifel darüber, daß wir da eine abgeänderte Atemeinrichtung vor uns haben. Entfernt man

die Hauptmenge des Wassers aus dem Enddarm, so wird periodisch sogar ein regelmäßiger Atemrhythmus beobachtet, z. B. 29, 28, 31, 21, 9 Atemzüge in den nacheinander folgenden Minuten, wonach wiederum der Enddarm verschlossen wird (dasselbe Tier wies im Wasser etwa 60 Atemzüge in 1 Minute auf); es kann eine Luftblase ausgepreßt werden, nach deren Berstung die Enddarmhöhle mit der Atmosphäre kommuniziert; nachher werden wiederum die Analstacheln einander genähert und neue Luftblasen gebildet usw. — Aus diesen Versuchen ist zu ersehen, daß es keineswegs der Kontakt der Analvorrichtung mit Wasser ist, welcher allein den Atemrhythmus hervorbringt (wie MATULA meint). — Ueber die Trockenlegung der Libellenlarven s. auch den Aufsatz über die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung in diesem Handb., p. 125.

Bei den Imagines sind die Atembewegungen weniger durchforscht. Libellen, bei den zurückgeschlagenen Flügeln gehalten, zeigen nach BURMEISTER schöne Hinterleibsatembewegungen (etwa 30—35 in 1 Minute), welche sich bei Versuchen zu entfliegen steigern: es sollen aber da „die Hinterleibsstigmen nicht einatmen und des Hinterleibes Verengungen begannen erst nach der Bewegung des Brustkastens“ (s. auch TREVIRANUS u. a.)

RATHKE (265a, p. 108) schildert bei völliger Ruhe schwache Bewegungen an den Sterniten, am auffallendsten bei *Aeschna* und *Libella*, am schwächsten bei *Agrion*; bei *Aeschna* soll sich am stärksten die hintere breite Hinterleibshälfte bewegen (etwa 80—90mal in 1 Minute). Bei kräftigerer Atmung wird der Hinterleib abwechselnd auch von den Seiten eingezogen und erweitert, und es biegen sich dann bei der Verengerung die Seitenränder etwas nach unten um (bes. *Aeschna*), was RATHKE aus den Bauverhältnissen der Hinterleibsgürtel und der Muskulatur zu erklären versucht; die Inspiration erfolgt durch elastische Kräfte. PLATEAU (247, p. 113 *Libellula quadrimaculata*) legt außerdem auf die Erhebung der medialen Tergitenpartien Gewicht. Nach der etwas gedehnteren Inspiration kommt eine längere inspiratorische Pause zum Vorschein. Neben den Bewegungen der Sternite und Tergite lassen sich ganz regelmäßige synchrone Oscillationen des ganzen Hinterleibes erkennen, indem sich dieser bei der Exspiration ein wenig erhebt. Die Atembewegungen werden in allen Segmenten gleichzeitig vollführt, die Länge des Abdomens bleibt fast unverändert (während der Exspiration wird eine Verlängerung im Betrage von höchstens $^1/_{150}$ seiner Länge beobachtet). Bei *Aeschna grandis* waren die Ergebnisse ähnlich, aber trotz der größeren Körperdimensionen nicht so auffällig.

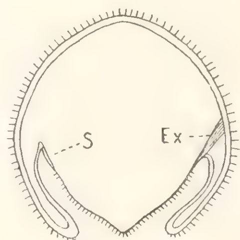


Fig. 40. Schematischer Querschnitt durch das Abdomen von *Agrion sanguineum*. (Nach PLATEAU, 247.) *Ex* Exspirator, *S* Stigma.

Die Anordnung der Atemmuskeln hat PLATEAU an *Agrion sanguineum* veranschaulicht (Fig. 40 u. 41); die eigentlichen respiratorischen, resp. exspiratorischen Muskeln sind kleine, ganz kurze Muskelbündel, welche im proximalen Teile jedes Segmentes von den Tergiten vertikal und konvergent zu den Sterniten (wo kleine Erhebungen als Insertionsstellen, Apodeme, vorkommen können) ziehen; ihre Wirkung

liegt ohne weiteres klar zutage. Die Inspiration ist rein passiv, durch die Elastizität der Konstruktion bedingt. — Die Oscillationen des Abdomens als Ganzen werden durch longitudinale dorsale und ventrale segmental angeordnete Muskeln vollführt.

Bei den metamorphosierten Libellen sah Baudelot (13) noch nach der Resektion hinter dem metathorakalen Ganglion, ja sogar hinter dem 2. Abdominalsegmente einen regelmäßigen Atemrhythmus (während 8 Stunden, 50 in 1 Minute; 7 Stunden, 65 in 1 Minute) und im 4.—6. Segmente.

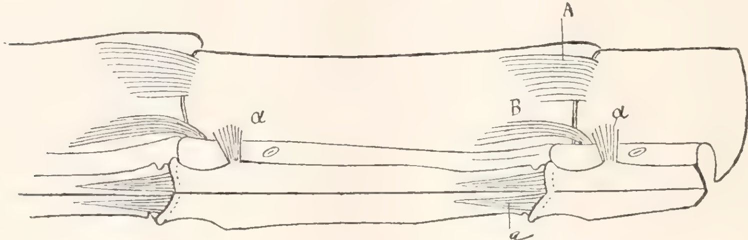


Fig. 41. Ein Teil der rechten Hälfte des Abdomens von *Agrion sanguineum* (nach Plateau, 247); die Dicke des Abdomens ist absichtlich übertrieben gezeichnet. *A, B* dorsale longitudinale, *a* sternale longitudinale Muskeln; *α* vertikale Exspiratoren.

Anhangsweise machen wir auf Kammerers Angabe (147) aufmerksam, daß die Larven von *Aeschna cyanea* in Symbiose mit *Oedogonium undulatum* leben; abgesehen von anderen Vorteilen erwächst daraus der Libellenlarve die Befähigung, ihren Respirationsbedarf auch in abnormem Wasser (wo viel Kohlensäure, Ammoniak usw. vorkommt) zu decken; der Rasen der genannten Fadenalge ist hauptsächlich auf den dorsalen Partien des Thorax und Abdomens entwickelt, besonders wird in der Umgebung des Afters eine stärkere Anhäufung der Algen gefunden, offenbar durch die ausgestoßenen Exkremente gut gedüngt: diese Lokalisation bedingt zugleich, daß die Darmtracheenkiemen sauerstoffreiches Wasser erhalten; aber auch sonst wird die Sauerstoffproduktion des Algenüberzuges, welche durch reichliche Blasenbildung in demselben gekennzeichnet ist, den Gaswechsel des Tieres fördern.

Ueber das Luftverschlucken bei metamorphosierenden Libellen berichtet Jousset de Bellesme (145, 146): durch den hervorgebrachten Druck soll das Blut die Augen etc. ausdehnen und auch die Flügel ausbreiten. Wir finden aber schon bei Réaumur (273, p. 419) eine plastische Schilderung des ganzen Vorgehens (er brachte dann mit Seidenfäden vorn und hinten am Tiere Ligaturen an: die Luft blieb im Körper, und das ausgetrocknete Tier zeigte nach Jahren die feinen Tracheenverzweigungen durch die gespannte Haut).

Ueber das Vorkommen von Kiemenüberresten bei *Euphaea* s. Hagen (122), (desgleichen über die vermeintliche respiratorische Aufgabe der glatten Muskeln der Schwanzanhänge).

S. auch East (79), Poletajewa (251).

3. Dermaptera.

Von der Unterordnung der Dermapteren liegen Plateaus Beobachtungen an *Forficula auricularia* vor.

Die an den Atembewegungen teilnehmenden Muskeln erinnern am meisten an jene der Coleopteren (und der Blattiden sowie Odonaten), indem sie von den

proximalen oberen Winkeln der Sternite als winzige Bündel schief nach oben und hinten zu den Tergiten ziehen. PLATEAU erwartet viel von der Untersuchung der großen exotischen Dermapteren. Die dorsalen Muskeln kommen als schwache longitudinale und starke im jedem Segment sich überkreuzende Bündel vor, im Zusammenhange mit der außerordentlichen Beweglichkeit des Abdomens in toto, welche besonders bei Abwehrbewegungen zutage tritt.

Die Exspiration soll in einer schwachen (etwa $^1/_{20}$ des vertikalen Durchmessers) Erhebung der ventralen Flächen des Metathorax und der zwei proximalen Abdominalsegmente bestehen, wobei die distale Abteilung des Abdomens herabsinkt und bei der Projektion die Silhouetten der ventralen Flächen distaler Segmente verdeckt. Doch sind hier neue Untersuchungen nötig. Bei den Nymphen hat PLATEAU keine klaren Ergebnisse erhalten können. Ueber das Luftverschlucken s. p. 442.

4. Orthoptera.

Bei den Orthopteren hat von der Unterordnung der Blattodeen RATHKE (265 a) den Atembewegungen von *Periplaneta orientalis* Aufmerksamkeit gewidmet; es fiel ihm besonders die verhältnismäßige Langsamkeit in der Annäherung und Entfernung der Tergite und Sternite auf. PLATEAU (247) hebt hervor, daß die Tergite sehr abgeplattet, die Sternite in der Mitte stark konvex sind und lateral mit scharfer Kante ineinander übergehen. Bei den zum Experimentieren geeigneten Männchen fand derselbe, daß die Atembewegungen in den sämtlichen Segmenten zugleich erfolgen, wobei das Abdomen ein wenig vertikal oscilliert (und nur unbedeutend seine Länge ändert); die medialen Partien der Tergite und Sternite werden einander genähert und voneinander entfernt; nebstdem werden auch an Meso- und Metathorax deutliche Verschiebungen konstatiert, und zwar in entgegengesetzter Richtung wie bei den Abdominalsegmenten (bei der Inspiration bewegt sich die Dorsalfläche abwärts und bei der Exspiration aufwärts; während am Abdomen bei der Exspiration die Dorsalfläche eine [besonders am 2. und 3. Segment auffällige] Abplattung aufweist). Die Verkleinerung des vertikalen Durchmessers des Abdomens in der Exspiration beträgt bis $^1/_8$ (des queren Durchmessers etwa $^1/_{32}$). Siehe Fig. 26. Das distale Ende des Abdomens wird bei der Exspiration abwärts, bei der Inspiration aufwärts bewegt. Es besteht eine inspiratorische Pause.

Die eigentlichen Respirationsmuskeln (resp. Exspiratoren) sieht man bei der Präparation als kurze vertikale Bündel, welche die Verbindungslinie der Tergite und Sternite kreuzen. Die Inspiration wird passiv vollführt. (Die longitudinalen dorsalen und ventralen Muskeln bewirken die vertikalen Oscillationen des Abdomens.)

Nach PLATEAU erscheinen in der Regel bei *Periplaneta* Gruppen von 3—4 Atembewegungen.

Von der Unterordnung der Mantodeen hat vielleicht nur RATHKE (265 a) *Mantis* untersucht.

Um so ausgedehnter sind die Ergebnisse bei den Unterordnungen Locustodea, Acridiodea und Gryllodea.

Bei den Locustodea haben schon MALPIGHI, HAUSMANN (131), SORG (328 b, p. 46), VAUQUELIN (349), TREVIRANUS, RENGGER

(277), CARUS, DUGÈS (79), NEWPORT (227), (bei „*Gryllus viridissimus*“ 37 Atemzüge in einer Minute [nach Reizung], und zwar einige regelmäßige, dann ein großer Atemzug, Pause in voller Inspiration, wieder einige kleinere usw.) Beobachtungen der Atembewegungen, BURMEISTER (36), BLANCHARD (26), LEYDIG, besonders aber RATHKE (265 a) Untersuchungen über die Atemmuskeln angestellt.

PLATEAU (247) hat eingehend *Decticus verrucivorus* studiert; er findet die von CARUS entworfenen Abbildungen der Inspirations- und Exspirationsstellung der ventralen Abdomenfläche annähernd richtig.

Die kleinen Sternite (7 beim Weibchen, 8 beim Männchen) sind mit den Tergiten mittels einer mächtigen Membran verbunden, welche durch eine tiefe Längsfurche in zwei Abteilungen geteilt ist; in dieser Furche bemerkt man tiefe Einsenkungen (6 beim Weibchen, 7 beim Männchen), welche Muskelinsertionen entsprechen, während die Stigmen mehr dorsal gereiht sind (Fig. 42). Die Anordnung der Muskeln hat schon RATHKE genau beschrieben: die eigentlichen Respirationsmuskeln entspringen den eben erwähnten Depressionen der Verbindungshaut; in jedem der mittleren Segmente begeben sich zwei Muskelbündel proximal- und distalwärts nach oben zur unteren Abteilung der Tergite, ein schwächerer Muskel proximalwärts nach unten zu den Sterniten, und ein transversaler Muskel verbindet oberhalb der Ganglienkette die beiden Längsfurchen des Abdomens (Fig. 43).

Durch ihre Kontraktion wird die Sternalfläche emporgehoben (besonders in der Gegend des 2. und 3. Segments), und die Furchen werden vertieft. Die Inspiration kommt passiv zustande, sie verläuft gedehnt und mit abnehmender Energie; die Exspiration ist rasch; es kommt eine inspiratorische Pause zustande. Beobachtet man ein Tier frei in seiner Ruheposition, so sieht man, daß bei jeder Exspiration das Abdomen als Ganzes sich erhebt (die Oscillationen kann man leicht registrieren); legt man das Tier auf eine Seite, so zeichnet ein auf der Verbindungshaut befestigter Hebel eine merkliche Elevation während der Exspiration auf: denn bei der Vertiefung der Längsfurche werden die Ränder derselben hervorgewölbt. Die Bewegungen der Tergite werden nur mittels der Projektionsmethode sichergestellt, wenn man das Versuchstier mit der Sternalfläche nach oben befestigt und den Rücken am sechsten Tergit unterstützt: dann sieht man die mächtigen Exkursionen der Sternite (besonders beim 3. Segment) und umgekehrt gerichtete Verschiebungen der Tergite, welche etwa $^1/_4$ der Amplitude der Sternite betragen. Die Verminderung des vertikalen Durchmessers erreicht am 3. Segmente $^1/_{13}$. Die thorakalen Segmente nehmen an den Atembewegungen keinen Anteil. — Außer den Aenderungen des vertikalen Durchmessers läßt sich auch (besonders in der Gegend des 4. Abdominalsegments) eine exspiratorische Verkleinerung des queren Durchmessers (etwa $^1/_{14}$) sicherstellen, wogegen die Längsachse des Abdomens konstant bleibt.

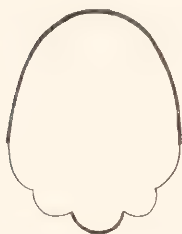


Fig. 42. Schematischer Querschnitt durch das Abdomen von *Decticus verrucosus* (4. Segment); dicke Chitinteile fett gezeichnet. (Nach PLATEAU, 247.)

Eine Eigentümlichkeit charakterisiert die Atembewegungen des *Decticus*: in der Rückenlage kann man deutlich sehen, daß die Bewegung der distalen Sternite (5—7) etwas vor derjenigen der proximalen Segmente (2—4) erscheint, wodurch die Totalbewegung einen wellenförmigen Verlauf erhält.

Das in der Rückenlage (mit zusammengebundenen Tarsen der hinteren Extremitäten und nach Entfernung der vorderen Beinpaare) befestigte Tier zeigt bis 50 Atemzüge in der Minute, ohne Pausenbildung; später können längere inspiratorische Pausen vorkommen. Nach CONTEJEAN (53) werden zuweilen längere inspiratorische Pausen von CHEYNE-STOKES-artigem Atemtypus begleitet (die Atemzüge verstärken ihre Amplitude und schwächen dieselbe wieder ab). Nach Verwundung zieht sich der hervorgetretene Blutstropfen bei den Inspira-

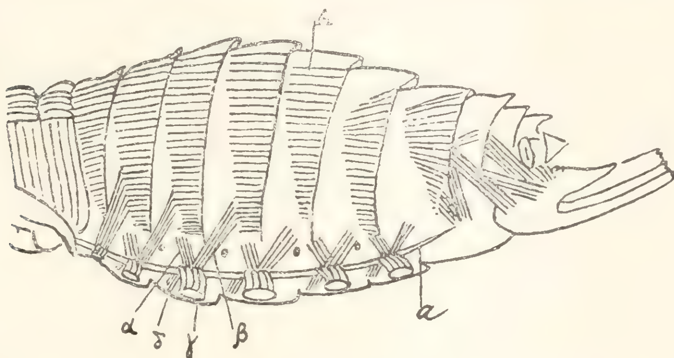


Fig. 43. Die rechte Hälfte des Abdomens von *Decticus verrucivorus* ♀ (nach PLATEAU, 247). *A, a* longitudinale dorsale und sternale Muskeln, α, β vertikale „aufsteigende" Exspiratoren, γ der „herabsteigende", δ der „transversale" Exspirator.

tionen ein, was für einen negativen Druck im Innern des Körpers zeugt. Nur durch Tetanisation kann „maximale" Exspiration hervorgebracht werden; die Tracheen des Kopfes und des Thorax werden nur durch das aus dem Abdomen ausgepreßte Blut zusammengedrückt. Nach der Köpfung wird der Rhythmus kaum merklich verlangsamt. Auch isolierte Teile des Abdomens zeigen noch Atembewegungen. Durch schwache elektrische Reize wird von den Cerebralganglien Atembeschleunigung ausgelöst (die Inspiration wird unvollständiger); von den Unterschlundganglien aus erscheint zuerst exspiratorischer Atemstillstand, dann langsame tiefe Atmung; von den prothorakalen Ganglien aus kommt totale Exspiration zustande (von den Kommissuren, die zu denselben von den Unterschlundganglien gehen, wird die gleiche Wirkung hervorgebracht wie von den letzteren, zuweilen aber eine langdauernde Atemeinstellung). Die übrigen Ganglien des Zentralnervensystems verhalten sich im ganzen den prothorakalen ähnlich. Die Unterbrechung der abdominalen Ganglienkette hat unabhängige Atmung des Vorder- und Hintertieres zur Folge; das Hintertier atmet langsamer (sogar langsamer als das geköpfte Vordertier); durch lokale Ganglienreizung wird lokaler Atemstillstand hervorgerufen. Bei Reizung des einen (von dem anderen abgetrennten) prothorakalen Ganglions verschwinden die Atembewegungen der entsprechenden Seite (und das Abdomen wird auf dieser Seite gekrümmt). Die Reizung des zentralen Femurstumpfes (der Springbeine) bringt exspiratorischen Atemstillstand hervor und Abwerfen des Stumpfes; ähnliches wird auch von anderen Stellen aus beobachtet; durch Reizung des einen Ganglions wird „reflektorische" Hemmung der Atemtätig-

keit in den übrigen zustande gebracht. Gleiche Ergebnisse wurden auch durch chemische Reize erzielt, doch sind diese ebenso wie die mechanischen bedeutend minder zuverlässig.

Die von REGEN (276a) gemachten Untersuchungen bringen nicht viel Neues; er findet die Atembewegungen oft sehr regelmäßig im kontinuierlichen Rhythmus, aber verhältnismäßig klein; bei ihrer Verstärkung verlängert sich die sonst mehr als 3mal kürzere Exspiration und verkürzt sich die Inspiration, so daß die beiden Phasen fast gleich werden. Beim Erwachen aus der Kohlendioxydnarkose setzt sofort normale tiefe Atmung ein. —

Die Acridiodea werden gewöhnlich auch in bezug auf den Mechanismus der Respirationsbewegungen mit den Locustodeen einheitlich behandelt, aber insbesondere in dieser Hinsicht besteht ein durchgreifender Unterschied zwischen den beiden Unterordnungen.

Nach TREVIRANUS, welcher die respiratorischen Abdomenverschiebungen beobachtet hatte, haben MARCEL DE SERRES und besonders RATHKE (265a) die Muskelanordnung studiert, und GRABER (109) bei *Pachytylus migratorius*, PACKARD bei *Caloptenus femurrubrum* die Atembewegungen selbst untersucht; SEDGWICK MINOT (s. PLATEAU) hat einen von den wichtigen Respirationsmuskeln abgebildet und über die Bewegung der Sternite und Tergite nachgedacht. PLATEAU hat vorzugsweise *Stethophyma grossum* und *Stenobothrus variabilis* untersucht.

Bei den Acrididen sind die (mit einem Teile der Pleuren verwachsenen) Tergite sehr groß, so daß sie zum großen Teile die Flanken des Abdomens bilden; die engen Sternite reichen mit ihren Ausläufern (Apodemen) weit unter lateral absteigende Abschnitte derselben; eine kleine weiche, etwas hervorgewölbte Zone verbindet die Sternite mit den Tergiten. Nebst den longitudinalen, dorsalen und ventralen Muskeln sind eigentliche Respirationsmuskeln sehr ausgebildet, und zwar existieren hier auch wirkliche Inspiratoren (Fig. 44 u. 45). PLATEAU führt gegenüber den früheren Forschern, welche von nur zwei Muskeln gesprochen haben, vier an, zwei Haupt- und zwei akzessorische Muskeln auf jeder Seite jedes Segmentes. Die Exspiratoren verlaufen fast vertikal, der Hauptmuskel (den Exspiratoren der Coleopteren homolog) hinter dem Apodem vom oberen Rande des Sternits zur Mitte der Höhe des Tergits, und der Nebenmuskel ähnlich, zwischen dem Hauptmuskel und dem Apodem. Die Inspiratoren liegen auf der Außenseite des Apodems, der Hauptmuskel (dem Inspirationsmuskel der Hymenopteren homolog) vom Apodem distal und nach unten zum unteren Rande des Tergits, der Nebenmuskel schräg distal zum proximalen Rande des folgenden Sternits (PLATEAU hat einigen Zweifel über seine inspiratorische Bedeutung). Der Inspirator ist bedeutend schwächer als die Exspiratoren, da die Inspiration wohl zu großem Teile durch die Elastizität des Integuments und des Tracheensystems bedingt wird.

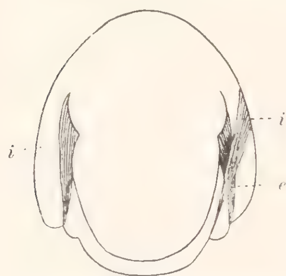


Fig. 44. Schematischer Querschnitt durch das distale Drittel des Abdomens von *Stethophyma grossum*, zwei Segmente ineinander geschoben. (Nach PLATEAU, 287.) *e* der vertikale oder Hauptexspirator, *i* der Hauptinspirator.

Die älteren Forscher haben die Atembewegungen der Acridiodea so beschrieben, daß die Tergite und Sternite abwechselnd einander

genähert und voneinander entfernt werden, wobei die Flanken sich abplatten und hervorwölben; PACKARDS Meinung, daß bei der Kontraktion des Abdomens Luft in die Stigmenöffnungen eindringt, weist PLATEAU ab. Die Angabe der früheren Forscher, daß die Erhebung der Sternite bedeutend die Senkung der Tergite überschreitet, berichtigt PLATEAU dahin, daß bei der Exspiration zugleich das ganze Abdomen sich merklich erhebt, wodurch die Sternitenexkursion größer und die Tergitendepression kleiner vorgetäuscht wird. Die größte Verkleinerung des vertikalen Durchmessers beträgt am 3. Segmente $^1/_{12}$. Während der Exspiration bewegt sich ein wenig Prothorax und Kopf nach oben. Die Depression der Pleurite ist schwach. Das Abdomen verändert seine Länge nicht. Zuweilen kommen inspiratorische Ateméinstellungen vor.

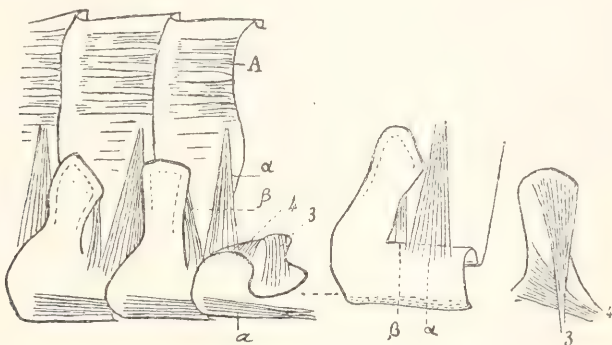


Fig. 45. Ein Teil der rechten Hälfte des Abdomens von *Stethophyma*, mit zwei Details (nach PLATEAU, 247). *A*, *a* dorsale und sternale longitudinale Muskeln, α, β vertikale Exspiratoren (der Haupt- und der Nebenexspirator), *3* der vertikale oder Hauptinspirator, *4* der akzessorische (Neben-)Inspirator. Die rechte Detailfigur illustriert die am Apodem inserierenden Muskeln von der Außenfläche.

Das Zurückbleiben der Zahl der Abdominalganglien hinter der Zahl der Segmente, die bedeutende Größe der metathorakalen Ganglienmasse und die Verteilung der Nerven von ihr aus zeugen dafür, daß die (drei) proximalen Abdominalganglien mit dem metathorakalen zusammengeflossen sind. Nach der Durchtrennung der Ganglienkette zwischen der metathorakalen Masse und dem ersten gesonderten Abdominalganglion springt das Tier weiter, aber es verschwinden die Atembewegungen des 2. und 3. Abdominalsegmentes (das 1. ist rudimentär oder fehlt); der Atemrhythmus der distalen Segmente ist verlangsamt, von 38 in der Minute auf 19. Nach Vernichtung der gesamten metathorakalen Ganglienmasse springt das Tier nicht mehr, die distalen Abdominalsegmente weisen verlangsamten Atmungsrhythmus (von 76 auf 16 in einer Minute) auf; nach Durchschneidung des Bauchmarkes am distalen Rande des 4. Sternits stellt dieses Segment seine Bewegungen ein (was etwas befremdet). Es sind also die Abdominalganglien zugleich respiratorische Zentren der Abdominalsegmente. Die Abtrennung vom proximalen Abschnitte des Zentralnervensystems hat nur eine Verlangsamung des Rhythmus zur Folge und zuweilen einige Unregelmäßigkeit, sonst aber sind die Exkursionen ganz deutlich ausgeprägt.

Bei *Stenobothrus variabilis* (Fieb., *biguttulus* L.) hat Plateau ganz ähnliche Ergebnisse erzielt. Bei Tieren, deren Atemrhythmus eine Periodizität (von 4—5 durch inspiratorische Pausen getrennten Atemzügen) aufwies, blieb dieselbe auch nach der Durchtrennung der Ganglienkette an der Basis des Abdomens bestehen, nur verlangsamt.

Ewing (84) hat Atembewegungen der isolierten Abdominalsegmente der Acrididen beobachtet. Nachdem der Hinterleib in einige Stücke geteilt worden war, wurden die Atembewegungen in den einzelnen Stücken weiter fortgesetzt. Auch nach der Entfernung der Eingeweide samt den Tracheen wurden Atem- (und Herz-)Bewegungen 33 Stunden beobachtet (s. Walling, 357; Roller, 280). In kleinen Röhrchen hermetisch verschlossene Tiere atmeten 42 Stunden, *Arphia* sogar 4 Tage, und konnten oft noch einige Stunden nach der Einstellung in frischer Luft sich erholen. Durch Aether wurden sowohl normale als auch dekapitierte Tiere in gleicher Zeit narkotisiert. Unter der Einwirkung von Kohlensäure verschwanden die Atembewegungen in 20—60 Sekunden, um aber selbst nach 15-stünd. Aufenthalt in der Kohlensäure in der Luft wieder aufzutreten (nach 42 Stunden erscheinen nur noch die Herzbewegungen). Im Kohlenmonoxyd verschwinden die Atembewegungen fast zur gleichen Zeit wie im Kohlendioxyd, aber noch nach 30 Stunden können sie (nach Ueberführung der Tiere in die frische Luft) zurückkehren; die Herzbewegungen werden durch Kohlenmonoxyd stärker beeinflußt. — In trockenem Wasserstoff konnte die Verfasserin sogar 5 Tage lang die periodisch erscheinenden Atembewegungen verfolgen, was um so interessanter ist, als die Tiere in der normalen Atmosphäre ohne Nahrung auch nicht länger leben; allerdings verweilen die Tiere in mit Bewegungsphasen abwechselnden lethargischen oder komatösen Zuständen. — In reinen Sauerstoff eingeschlossen, lebten die Tiere etwas länger, obwohl sie sich weit mehr bewegen — die Atembewegungen fallen während längerer Zeitabschnitte völlig aus. — Bei Temperaturerhöhung steigerte sich die Anzahl der Respirationen von 48 bei 25° C (in einer Minute) auf 66 bei 41° C, sank auf 60 bei 43° C, stieg dann auf 112 bei 51° C und erlosch bei 57° C. In einer anderen Versuchsreihe waren bei 14° C 40 Atembewegungen bei normalen Tieren, 25 bei den isolierten Hinterleibern, bei 54° C 110 resp. 50, bei 59° C waren sie verschwunden. Bei 5° C atmen die Tiere etwa höchstens 5—6mal in der Minute, bei 0° C nicht mehr; aber noch nach einstündigem Aufenthalt bei — 10° C können sie sich erholen; bei den jungen und larvalen Tieren, die eine halbe Stunde bei — 30° gehalten wurden, erschienen nur noch die Herzbewegungen bei allmählicher Erwärmung.

Die Einwirkung von hohem und niedrigem Druck hat Roller (280) studiert (Nymphen und Imagines von „grasshoppers“): bei 13 Atmosphären dauern die Respirationsbewegungen verkleinert und verlangsamt 3 Tage lang, um nachher unter normalem Luftdruck wiederzuerscheinen (die Herzbewegungen kamen aber bedeutend früher zum Vorschein). Nach wiederholtem Einbringen in 16 Atmosphären-Druck verschwand der Atemrhythmus nach 18 Stunden, um im normalen Luftdruck schon nach einer halben Stunde wiederzukehren; ähnliches kam auch nach dem dritten Versuche zustande (aber das dekapitierte Tier hörte bei starkem Luftdrucke sogleich auf zu atmen), während nach dem vierten Versuche das Tier abgestorben war. Tiere ohne Eingeweide und Tracheen wiesen nach der Rückkehr unter

normalen Luftdruck leichte Krampfbewegungen auf (die intakten Tiere und auch die dekapitierten nicht, aber ihre Atembewegungen waren sehr beschleunigt). Was die Einzelheiten betrifft (Einfluß der Entwicklungsstufe etc.), s. das Original. — Bei Verringerung des Luftdruckes entstand eine große Unruhe, und die Hinterkörper wurden vorübergehend dilatiert; im Vakuum verschwanden die Atembewegungen in 10 Minuten oder früher. Auch nach 7 Stunden lassen sich aber die Tiere noch zum Leben erwecken.

Bei *Arcyptera fusca (Stetheophyma fuscum)* hat REGEN (276 a) intermittierende stoßweise Atmung registriert; beim Erwachen aus der Kohlensäurenarkose ist dieselbe kontinuierlich, ruhig, allmählich tiefer.

Von den Gryllodeen haben *Gryllus* (worunter allerdings früher keine genaue Unterscheidung getroffen wurde) SEVERINUS, MARCEL DE SERRES, BARLOW (11) und insbesondere RATHKE (265 a) Aufmerksamkeit gewidmet, darunter BARLOW den dekapitierten Tieren: es kam bei denselben eine Abschwächung und Verlangsamung der Atmung zum Vorschein. Bei *Gryllotalpa* hat RATHKE die Abdominalmuskulatur beschrieben. (Bei *Gryllus* soll nach BERLESE [20] auch der Oesophagus der Atmung dienen, doch war mir die bezügliche Arbeit nicht zugänglich.)

Während des Winterschlafes des *Gryllus campestris* L., sowie nach Einwirkung niedriger Temperatur, wodurch REGEN (276) den Winterschlaf künstlich hervorrufen konnte, kommen keine Atembewegungen vor, aber es kann ein merklicher Gaswechsel sichergestellt werden (im vorletzten Larvenstadium gibt ein wachendes Tier bei etwa 15° C durchschnittlich 0,2694 mg Kohlensäure ab, im Winterschlafe bei 0° 0,0245 mg). — In Kohlendioxyd hören die Atembewegungen in 15 Sekunden auf, aber noch nach einer Stunde erholen sich die Tiere vollständig; nach gleich langem Aufenthalte im reinen Stickstoff erwachen sie wieder, aber erholen sich nicht mehr.

Neuerdings hat REGEN (276 a) bei *Gryllus campestris* den Verlauf des Atemzuges eingehend verfolgt; die bald nach dem Anfange stark beschleunigte Exspiration verzögert sich langsam vom zweiten Drittel und erreicht unter kurzer starker Verzögerung den Wendepunkt, von dem die Inspiration zuerst geschwind, dann langsam und endlich stark verzögert in die Inspirationspause übergeht; der Atemrhythmus ist bald kontinuierlich, bald intermittierend, unregelmäßig. Bei *Gryllotalpa vulgaris* ist die Exspiration gedehnt, die Inspiration auffallend jäh, erst beim Uebergange in die Pause stark verzögert; die Atemzüge sind zuweilen ungemein schwach (sie zeichnen sich dann als ganz feine Wellen ab).

Der Einfluß von Kohlendioxyd, durch welches REGEN bei *Gryllus* die Luft größtenteils verdrängen ließ, zeigte sich in schnellerer Atmung, krampfhafter Kontraktion des Abdomens und endlich in Atemstillstand; beim Erwachen aus der Narkose atmete das Tier zunächst kontinuierlich schnell und schwach, dann langsam und tiefer; zuerst sind die beiden Phasen der kleinen Atemzüge fast gleich, allmählich setzt die Exspiration immer schärfer ein, die Inspirationen verlaufen immer langsamer; das während der Narkose zusammengezogene Abdomen dehnt sich allmählich aus; nach einer starken Kontraktion des Hinterleibes wird der Atemtypus sofort oder nach einigen Uebergängen normal. Bei *Gryllotalpa* ist unter der Einwirkung

der Kohlensäure besonders die mächtige Verlängerung der Exspiration, welche beinahe zur Exspirationspause führt, auffallend; beim Erwachen aus der Narkose atmet das Tier intermittierend (wie in der Norm), aber mit Exspirationspausen.

Der Rumpf von *Gryllotalpa* atmet nach der Köpfung längere Zeit unregelmäßig weiter, aber es fehlen die echten Inspirationspausen, indem die Muskulatur in den betreffenden Phasen sich ständig bewegt; die Atemzüge sind sonst tief, die Exspiration ist verlangsamt (besonders nach der Operation), ebenso ist die Inspiration gedehnt, was von allmählicher Erschlaffung (der Exspiratoren) zeugen würde.

Ueber amphibisch lebende Heuschrecken (Tettigiden: einige Scelimeninen) erstattet Hancock (126) Bericht: sie sollen oft „badend" ganz im Wasser sitzen und mit Hilfe ihrer verbreiterten Tibienenden und Metatarsen schwimmen und sich (sowie ihre Larven) zum Teil von der submersen Vegetation ernähren. Dasselbe berichtet Green (die Angabe der Quelle, wo ich dies gelesen habe, ist mir verloren gegangen) von *Scelimena harpago* und *Tettix* (*Gavalidium crocodilus* soll nur an feuchten Stellen leben, nicht im Wasser). Auch *Coelopterna* soll nach Bruner (34), ein amphibisches Leben auf Wasserpflanzen führen. Annandale (2) hat eine Larve angeblich von einer *Epilampra* (Blattide), die mit Hilfe ihrer Beine schwimmt, gesehen, wie sie von Zeit zu Zeit das Ende des Hinterleibes, welches dazu spezifisch eingerichtet sein soll, über die Wasserfläche hervorstreckt. — S. auch Burr (37) Schouteden (303).

Nach Haase lassen sich die bläschenförmigen „Abdominalbeine" der Embryonen von *Gryllotalpa*, *Blatta* usw., die nur in feuchtwarmer Luft besser ausgebildet sein sollen, als sekundäre Blutkiemen auffassen.

Die Luftaufnahme der ausschlüpfenden und sich häutenden Acrididen als Mittel zur Sprengung der Chitinhäute hat Kunckel d'Herculais (161—163) untersucht: er sah, wie sich (*Stauronotus maroccanus* Th.) dorsal zwischen dem Kopf und Prothorax eine „cervikale Ampulle" heranbildet und die Eischale öffnet; durch denselben Mechanismus ist es den Larven möglich, durch enge Erdspalten etc. sich durchzudrängen; ans Licht gekommen, sprengen sie die alte Haut vermittelst dieser Ampulle, und dies soll sich bei jeder Häutung wiederholen. Es handelt sich um eine mächtige Blutansammlung in der betreffenden Körperregion, hervorgebracht durch ausgiebiges Luftverschlucken in den Vorderdarm (die Tracheen sind zu dieser Zeit fast ohne Gasgehalt, ihre Wände zusammengefallen), wodurch die Leibeshöhle stark komprimiert wird. (Auch *Schistocerca*, *Acridium*, *Pamphagus*.) Auf ähnliche Weise soll auch die Ausdehnung der Elytren und der Flügel zustande gebracht werden. — Nach Heymons (136) verschlucken auskriechende oder sich häutende Larven von Forficulen viel Luft in den Vorderdarm, welche die übrigen Eingeweide nach hinten drängt; auf diese Weise wird der mit noch nachgiebigem Chitin bedeckte Körper stark aufgebläht. (S. auch bei Libellen, Hemipteren, Dipteren u. a.)

5. Neuropteren.

Unter den Neuropteren kommen bei den im Wasser lebenden Larven der Sialiden Tracheenkiemen vor: so bei *Sialis* auf den ersten sieben Abdominalsegmenten je ein Paar lateral gelegener fadenförmiger Kiemen mit Pseudoartikulationen (sie sind zugespitzt, seitwärts und nach hinten gerichtet): die Gliederung und Beweglichkeit derselben erinnert an Extremitäten. Mit Gelenken ausgestattete Pseudobranchien kommen auch bei *Sisyra* vor (Berlese, 20). Nach Riley (279) sind die ventralen „Schwamm-

kiemen" der Sialidenlarve *Corydalus cornutus* in steter Bewegung: der Stamm wird rasch nach hinten und oben geworfen, um die Kieme dicht an den Leib zu bringen, und dann langsam in umgekehrter Richtung bewegt, um die Kiemen zu entfalten; dies geschieht in klarem Wasser ungefähr jede Sekunde, während in „unreinem" Wasser die Bewegung häufiger wird — bis die Larve das Wasser zu verlassen sucht: in feuchter Luft kann sie (selbst nur bei zwei Dritteln ihrer vollen Größe) mehrere Tage am Leben bleiben. Nach Miall (207, p. 276) unduliert das Abdomen der *Sialis*-Larven in vertikaler Richtung, wenn sich das Tier im engen Raume befindet. Die Larve kann monatelang im Wasser leben, ohne die Oberfläche zu besuchen. Doch hält sie auch in der Luft lange aus (tagelang in feuchter Erde eingegraben).

Bei *Chrysopa vulgaris* liegen nur Plateaus Beobachtungen vor, ebenfalls bei *Sialis lutaria*. Bei *Chrysopa* erschienen nach der Fixation (an den Flügeln) kleine rhythmische Balancierungen des Abdomens, ohne Längeveränderungen desselben, und Senkungen der zwei ersten Tergite (auf 4—8 Abdomenoscillationen kamen etwa 2 Tergitenbewegungen). Die zwei proximalen Segmente sind bedeutend enger und besitzen weichere Wände. Nachdem das 7. Segment unterstützt worden war, konnten auch in anderen Segmenten Aenderungen des vertikalen Durchmessers gesehen werden; diese sind vielleicht durch die Bewegungen der Verbindungshäute bedingt, auf die Weise, daß die Vergrößerung des vertikalen Durchmessers der exspiratorischen Flankendepression entspricht (vgl. Odonaten). Es scheint die Atembewegung progressiv wellenartig zu verlaufen.

Sialis lutaria besitzt außer den longitudinalen dorsalen und ventralen Muskeln fast vertikal verlaufende Exspiratoren, welche, die Verbindungshaut überkreuzend, die Tergite und Sternite verbinden. Die fast gleich groß entwickelten Tergite und Sternite sind durch longitudinal gefaltete Flankenmembranen (versehen mit Stigmaten) verbunden. Nach der Entfernung der Flügel und der Beine mußte das Tier mit einer Nadel im proximalen Thoraxabschnitte fixiert werden. Abgesehen von den Windungen des Abdomens konnten eigentliche Atembewegungen sichergestellt werden, welche in der Verkleinerung des vertikalen Durchmessers insbesondere des 4. und 5. Segmentes ($^1/_{10}$) bestehen; die zwei distalen Segmente nehmen daran gar keinen Anteil. Bei der Exspiration wird das Abdomen als Ganzes etwas gehoben. Der wellenförmige Verlauf des Atemzuges ist ganz deutlich, indem z. B. im 4. und 5. Segmente die Exspiration vollendet ist, wenn sie im 6. anfängt.

6. Mecoptera.

Die Atembewegungen der Imagines wurden von Rathke und Plateau untersucht. Rathke (265a, p. 107) hat hier bei *Panorpa communis* dieselben an den sechs proximalen zylindrischen großen Segmenten beschrieben (die drei schlanken distalen bilden gleichsam einen Schwanz und verbleiben bei der Atmung unbeweglich): es soll sich um die inspiratorische Ausglättung der unregelmäßig gefalteten seitlichen Verbindungshäute zwischen den Tergiten und Sterniten handeln, während bei der Exspiration an den proximalen Abdominalsegmenten die Verbindungshäute etwas ein-

gesenkt werden und auch der vertikale Durchmesser dieses Körperabschnittes sich etwas verkleinert.

Plateau (247) hat mit seiner Projektionsmethode hauptsächlich beim 2.—4. Segment eine Flankendepression sichergestellt, beim 5. war dieselbe gering; ebenso ließ sich eine exspiratorische Verkleinerung des transversalen Durchmessers in dieser Gegend beobachten; durch die Erhebung der proximalen Sternite erhält das Abdomen eine nach unten konkave Form; gleichzeitig senkt sich das distale Ende des Abdomens herunter. (Die zuweilen vorkommende plötzliche Kontraktion des 7. Segmentes, d. h. des ersten in dem distalen verengten Abdominalabschnitte, hat mit der Atmung nichts zu tun.)

7. Trichopteren.

Bei den jungen Trichopterenlarven überhaupt, bei einigen Gattungen sogar bei ausgewachsenen Larven (und bei Puppen) kommt nur diffuse oder etwas lokalisierte — auf dünne intersegmentale Häutchen, oder auf laterale und ventrale mit dünnem Chitin ausgestattete Körperbezirke beschränkte Hautatmung vor [erwachsene Larven und Puppen einiger Sericostomatiden, Hydropsychiden, Rhyacophiliden, alle Hydroptiliden, die Leptoceride *Beraea*; Larven einiger Hydropsychiden (Polycentropinae), Puppen einiger Rhyacophiliden (Rhyacophilinae)]. Das Tracheensystem ist, auch wo es höher entwickelt vorgefunden wird, geschlossen. In großer Mannigfaltigkeit, sowohl was die Form (fadenförmig, büschelförmig, strauchartig verzweigt), als auch was die Anzahl, Lage (Klapálek, 154, hat die Schemen der Zahl und Lage derselben mit Erfolg systematisch verwertet) usw. betrifft, sind spezielle Atemorgane, welche zuweilen eigene Beweglichkeit aufweisen, verbreitet. Man unterscheidet da wesentlich die echten (Blut-) und die Tracheenkiemen.

Die Kiemen, und zwar Analkiemen („Analdrüsen, Rectaldrüsen, Afterschläuche") werden besonders bei den Hydropsychiden schon in dem ersten Larvenstadium angetroffen, und werden daselbst in gewissem Rhythmus bewegt: dies hat z. B. schon F. Müller (221) an den mit Blut anschwellenden Afterschläuchen von brasilianischen Trichopteren beobachtet. Bei jungen Larven von *Rhyacophila vulgaris* sind diese Organe im After versteckt, bei älteren werden sie weit herausgeschoben (Palmén, 240). Die Larve von *Macronema* besitzt grüne (d. h. mit grünem Blute gefüllte) Afterschläuche neben den weißen Tracheenkiemen. *Macronema*-Larven sind dadurch ausgezeichnet, daß sie „den zur Atmung nötigen Wasserstrom nicht wie sonst durch Bewegung des Hinterleibes, sondern durch Bewegung der Kiemen selbst" unterhalten (neuerdings berichtet Thienemann, 328, daß die an den ventrolateralen Kanten der ersten sieben Abdominalsegmente angebrachten Kiemenpaare an der Basis Muskelansätze haben). Nach Thienemann sind vielleicht die Analkiemen der Hydropsychiden sämtlich Blut-, diejenigen der Rhyacophiliden Tracheenkiemen; er selbst beschreibt bei *Glossosoma Boltoni* Curt. (326) sechs kleine weiße fingerförmige Fortsätze, welche aus dem After hervorragen, und, wenn man die lebende Larve unter dem Mikroskop beobachtet, abwechselnd hervorgestreckt und wieder eingezogen werden (bei Sauerstoffmangel, welcher wohl unter dem Deckglase bald eintritt, bleiben schließlich die Kiemen vorgestreckt); es lassen sich darin ganz deutlich die mit Luft erfüllten schwarzen Tracheen erkennen.

Lübben (184) spricht von „modifizierten Blutkiemen", indem er sie sekundär aus den Blutkiemen durch den Eintritt von Tracheenverzweigungen entstehen läßt. Derselbe Autor führt an, daß Larven, die keine „Rectalschläuche" haben, im Besitz eines umfangreichen, mit großen drüsigen Falten ausgekleideten Enddarms sind; es würde aber erst eine besondere Untersuchung erforderlich sein darüber, ob da ein „Atemdarm" vorliegt.

Als spezielle Atemorgane dienen vielleicht nach Siltala (312) schon im frühen Entwicklungsstadium zwei fingerförmige dorsale Anhänge des 9. Abdominalsegments bei *Leptocerus*, vielleicht auch überhaupt die beweglichen Seitenhöcker des 1. Abdominalsegmentes der Phryganeiden (nach Kolbe); ihre Spitzen sollen bei den Limnophilinen abwechselnd ausgestülpt und eingezogen werden. Aber andere, z. B. *Triaenodes*, *Stenophylax*-Reihe besitzen nicht einmal im zweiten Larvenstadium irgendwelche solche Organe, auch die Mehrzahl der Hydropsychiden, Hydrophiliden, Rhyacophiliden, manche Leptoceriden und Sericostomatiden haben entweder keine oder wenige Tracheenkiemen.

Die Höcker am ersten Abdominalsegmente sollen vielleicht bei den Gehäuse tragenden Larven vorzugsweise zur Erhaltung des Körpers in der Mitte des Köchers, also nur indirekt (s. weiter) zur Förderung der Respiration dienen; dieselben pflegen (z. B. *Limnophilus lunatus* nach Lampert, 167) sich auszustülpen und wieder einzuziehen. Bei der derben Beschaffenheit verschiedener Anhänge der übrigen Segmente ist auch ihre respiratorische Bedeutung sehr problematisch; bei den Puppen werden ebenfalls ähnliche „Haftapparate" usw. gefunden, s. unten.

Bei den Phryganeiden, Limnophiliden sowie manchen Sericostomatiden findet man auf dem 2.—6. oder 8. Abdominalsegmente vorne und hinten je einige Kiemenfäden, auf jeder Seite des Körpers in drei parallelen Reihen, von denen die mittlere immer kürzer und durch die Seitenlinie (eine dichte Reihe von feinen Haaren, die wohl dem Halten des Gehäuses dient) gekennzeichnet ist; die unten liegende pflegt stärker entwickelt zu sein als die obere. Ohne auf die Verschiedenheiten des Vorkommens dieser Tracheenkiemen einzugehen (s. Klapálek, 154) heben wir nur hervor, daß nach Klapálek bei den Rhyacophiliden es nur größere Arten der Gattung *Rhyacophila* sind, welche mit diesen Atemorganen ausgestattet sind. Da außerdem auch kleine individuelle Unterschiede vorkommen, läßt sich erwarten, daß man durch geeignete Versuchsanordnungen experimentell die Anpassungsfähigkeit dieser Atemeinrichtungen nachweisen könnte.

Als eine interessante Uebergangsstufe zur lokalisierten Kiemenatmung gibt Lübben (184) die Hautsäcke von *Ithytrichia lamellaris* an, sowie die bei verschiedenen Polycentropinen vorkommenden Subcoxalsäckchen (an den beiden hinteren Beinpaaren). Das in die Beine eintretende Blut muß die Kiemensäcke passieren (s. ähnliches bei den Perliden).

Die im feuchten Moose an Wurzeln von Blattbäumen lebende *Enoicyla pusilla* besitzt keine Kiemen (auch bei der Puppe fehlen sie); nach Thienemann und Lübben werden hier aber auch keine offenen Stigmen angetroffen, obzwar sich darüber bei der Larve Angaben vorfinden (es kommen auch keine Atemoscillationen vor; s. weiter unten bei den Wasserlarven).

Ein Teil der Trichopterenlarven lebt frei in der Schlammschicht auf der unteren Fläche von Steinen, andere bauen festgeheftete oder tragbare Gehäuse; die „raupenähnlichen" Larven gehören zu den letzteren, die Mehrzahl der „campodeenartigen" zu den ersteren (die Hydroptiliden aber z. B. besitzen ebenfalls, und zwar charakteristische Gehäuse, welche aus dem Gewebe der Sericterien und Schlammteilchen bestehen). Die Materialien, welche zum Aufbau der Gehäuse

dienen, sind höchst mannigfaltig, aber für eine gegebene Art, ebensowohl wie die Form desselben, in hohem Grade spezifisch (Vegetabilien, Sand, Schlamm, Schneckengehäuse usw.). Die Wassererneuerung geschieht wohl hauptsächlich bei den Kriechbewegungen; die Hydroptilidengehäuse sind beiderseits geöffnet und das Tier streckt bald durch die eine, bald durch die andere Oeffnung den Vorderkörper hervor. Bei den Rhyacophiliden erleichtern feine Löcher die Wasserzirkulation; bei der Hydropsychide Rhyacophylax pflegt das Gehäuse so orientiert zu sein, daß der Wasserstrom in den Eingang des Trichters schlagen muß (Müller) usw.

Die Trichopterenpuppen verrichten den Gaswechsel einerseits durch die ganze Körperoberfläche, andererseits durch die oft in großer Zahl vorkommenden tracheenreichen Ausstülpungen derselben (Phryganeiden, Limnophiliden, Sericostomatiden, Leptoceriden usw. — kleine dünne Schläuche einzeln oder zu Büscheln vereint, auf den Abdominalsegmenten); als anpassungsfähige Gebilde geben sie sich dadurch kund, daß z. B. die Puppe der Leptoceride *Beraea maurus*, welche so an den Felsen sich befestigt, daß sie fortwährend von einer ganz dünnen Wasserschicht überrieselt wird, keine Atemschläuche aufweist (bei *Enoicyla*-Puppen fehlen sie ebenfalls, s. oben; auch individuell soll die Anzahl der Kiemenfäden schwanken). Von den Hydropsychiden besitzen die Philopotaminen und Ecnominen keine Kiemen; die Puppen von Polycentropinen haben deren je zwei, dagegen die Larven nicht; die Hydropsychinen zeichnen sich (Larven sowohl als Puppen) durch büschelförmige Tracheenkiemen und außerdem (Palmén) ein- und ausstülpbare konische Anhängsel am 3.—7. Segmente aus; keine Kiemen finden sich bei den bewegungslosen, im allseitig verschlossenen Gehäuse liegenden Puppen der Rhyacophiliden und Hydroptiliden, die ersteren sind aber gegen Sauerstoffmangel — gemäß ihrem Aufenthalte in schnell fließenden Gebirgsbächen — so empfindlich, daß sie in Gefangenschaft rasch sterben; die Hydroptiliden kommen auch in stagnierenden Gewässern vor (Thienemann, 329). — Bei manchen, besonders kiemenlosen Puppen glaubt Lübben auch den äußerst zarthäutigen Flügeln eine Bedeutung für den Gaswechsel zusprechen zu müssen.

Die Puppen besitzen insgesamt ein Gehäuse. Dieses pflegt hier entweder allseitig geschlossen zu sein, was besonders bei den in kalten Gebirgsbächen lebenden Formen der Fall sein soll (Thienemann); die Erneuerung des Atemwassers oder des Gasaustauschs geschieht nur durch die Poren des Gehäuses, was bei der niedrigen Temperatur und dem großen Sauerstoffgehalte des Wassers wohl genügt (Hydroptiliden, Rhyacophiliden, von den Hydropsychiden die Philopotaminen). Oder es sind an den beiden Enden des meist köcherförmigen Gehäuses kleine Löcher angebracht (Leptoceriden, Sericostomatiden, Limnophiliden, Phryganeiden, von den Hydropsychiden die Hydropsychinen und Polycentropinen).

Außerdem aber werden bei den Trichopterenpuppen spezielle Atembewegungen beobachtet, namentlich Schwingungen des Abdomens in dorsoventraler Richtung, die den Wasserwechsel in dem Gehäuse fördern (so allgemein bei den Phryganeiden, Sericostomatiden, Leptoceriden; Rhyacophiliden und Hydroptiliden liegen völlig regungslos im Gehäuse (Müller, 220); bei Hydropsychiden gibt F. Müller überhaupt „stete Bewegungen“ an, auch Silfvenius (311) hat sie bei Hydropsyche wiederholt bemerkt, aber Thienemann hat sie bei *Philopotamus montanus* Don. und *P. ludificatus* McL. völlig vermißt; vielleicht kommen sie bei Polycentropinen und Ecnominen

vor). Diese Atemoscillationen erfolgen nach THIENEMANN (329) in regelmäßigem Rhythmus und ihre Frequenz richtet sich nach dem Sauerstoffgehalte des Mediums, ist auch von dem eventuellen Verstopftsein der Löcher in den Verschlußmembranen, vom Sauerstoffbedürfnis usw. abhängig. Oft setzt der Atemrhythmus eine Weile aus. Die Richtung des Wasserstromes ist gewöhnlich derart, daß das Wasser vorne eintritt und am Hinterende wieder ausströmt, doch wurde zuweilen auch ein umgekehrtes Verhalten gesehen. Von der Kraft dieser Bewegungen berichtet der Autor nach der Beobachtung bei *Stenophylax picicornis* PT.: nach der Herausnahme aus dem Wasser wurde durch die nun noch verstärkten Abdomenschwingungen die Flüssigkeit mit einem deutlich zischenden Tone herausgetrieben. MIALL (207, p. 248) hat TAYLOR eine Reihe von Untersuchungen an mit künstlich durchsichtigen Gehäusen ausgestatteten Tieren durchführen lassen (*Phryganea grandis*): die Wellenbewegung beginnt am 2. Abdominalsegmente und schwankt distalwärts, wobei der Vorderkörper so gehalten wird, daß das Wasser frei strömen kann (dabei sind die Anhänge des 1. abdominalen Segmentes tätig). Eine ähnliche Ansicht hat auch SCHMIDT-SCHWEDT ausgesprochen. Einige Arten bedürfen unbedingt ein beständiges Berieseln durch eine dünne Wasserschicht, in der sie an mit Moos bedeckten Felswänden leben; in der Gefangenschaft sterben sie auch unter den günstigsten Verhältnissen ab (z. B. *Helicopsyche* nach ROUGEMONT, 287, oder *Hydrophila* nach EATON, 80). Ueber *Macronema*-Larven s. oben.

Nach SILFVENIUS (311) pflegen die Trichopterenlarven der Moostümpel, in Anpassung an das häufige Austrocknen, ihr Gehäuse zu verschließen, ähnlich wie zur Verpuppung, um es im Wasser wieder zu öffnen.

Wie bei den Larven, so kommen auch bei den Puppen eigentümliche Fortsätze am ersten sowie an den weiteren Abdominalsegmenten vor, von denen einige ausstülpbar und einziehbar sein können; dieselben werden zuweilen als Stützpunkte, um welche die Puppe die undulierenden Atembewegungen (welche schon RÉAUMUR gesehen hatte) vollführt, im Dienste der Respiration tätig sein (STRUCK; bei den bewegungslosen Hydroptiliden und Rhyacophiliden sollen sie nach THIENEMANN, 329, am 1. Segmente fehlen, doch fehlen sie auch bei manchen anderen, wo Atembewegungen regelmäßig erscheinen, sind also nur Nebeneinrichtungen). Eine weitere Anpassung an die Respirationsverhältnisse könnte in den Seitenlinien (s. oben) erblickt werden: dieselben findet man bei den Puppen, deren Larven damit ausgestattet sind, allgemein, und zwar in noch stärkerer Ausbildung vor (oft als wollige Decke; bei den Hydropsychiden ist die ganze Oberfläche der Puppe, besonders aber das Abdomen mit zahlreichen langen Haaren besetzt; bei den Hydroptiliden, Rhyacophiliden und bei *Enoicyla* wird dies völlig vermißt): dadurch wird wahrscheinlich der Effekt der Atembewegungen vergrößert, indem die vergrößerte schwingende Fläche größere Wassermengen in Bewegung bringt.

Endlich haben noch die Putzapparate (THIENEMANN, 327) — Kopfborsten, Mandibelverlängerungen, Analanhänge — eine enge Beziehung zu dem Ventilationsgeschäft, denn sie kommen allgemein dort vor, wo spezifische Atembewegungen beobachtet werden: da die Atemlöcher der Gehäuse zum Schutze gegen räuberische Wassertiere ganz klein sind, können sie leicht verstopft werden; bei den regelmäßigen Abdominalschwingungen erfolgen auch regelmäßige Säuberungsbewegungen, indem der Vorderkörper je nach dem Bedürfnisse das Gehäuse reinigt. Bei

THIENEMANN (329) findet man eine ausführliche Beschreibung der verschiedenen Hilfsvorrichtungen, welche dazu, sowie zur Bewegung innerhalb des Gehäuses dienen.

Die Atembewegungen der aus dem Wasser gekrochenen Puppen von *Limnophilus rhombicus* u. a. verlaufen nach SILFVENIUS (311) von vorn nach der Spitze des Abdomens wellenförmig, sollen aber plötzlich durch eigentümlich ruckhafte wellenförmige, von hinten nach vorn fortschreitende Bewegungen ersetzt werden, die die Abstreifung der Haut vorbereiten. — Zur Erleichterung des Zuganges der Luft zu den Tracheen soll beim ausschlüpfenden Imago das Aufheben der Flügel dienen.

Das Tracheensystem ist bei den Phryganidenlarven geschlossen; DEWITZ (61) hat bei den jungen Larven durch seine Alkoholbehandlung (s. Odonaten) keine Luftblasen dem Tracheensystem entlocken können.

LÜBBEN (184) hat bei den Trichopterenpuppen die prothorakalen Stigmen bei gewissen Arten wohlausgebildet, bei anderen dagegen nur als „Rudimente" angetroffen; über ihre physiologische Tätigkeit spricht er sich nicht aus (bei *Rhyacophila septentrionis* z. B. hat diese Stigmenanlage ganz den Charakter eines gebrauchsfähigen Organs, aber die Lebensweise dieser Puppen spricht gegen eine direkte respiratorische Bedeutung derselben).

Ueber das Vorkommen von Kiemen bei der Imago von Phryganiden haben z. B. PALMÉN (240) und MÜLLER (221) Angaben gemacht.

Ueber das Hinabsteigen der Weibchen von Trichopteren unter Wasser (wohl behufs Eierablage) berichteten RING (151) (*Phryganea obsoleta*, wiederholt $1^1/_2$ Minuten unter Wasser) und MORTON (217) (*P. striata*, das Tier schien im Wasser wie zu Hause und durchkreuzte das 20 Yard breite Wasser einige Male). S. auch MAC LACHLAN (190), ULMER (338).

Bei den Imagines der Phryganiden (*Phryganea striata*) ist (PLATEAU, 247) der äußere Bau des Abdomens demjenigen von *Sialis* (p. 442) ähnlich, aber die Natur der Atembewegungen ist ganz anders. Die Muskelanordnung im Abdomen der Phryganeen erinnert etwas an die Hymenopteren.

Die Muskeln (Fig. 46) sind hauptsächlich in den mittleren Abdominalsegmenten entwickelt (4—6); außer den oberen und unteren dorsalen und sternalen longitudinalen Muskeln kommen hier schiefe Exspiratoren vor: im Tergite verläuft der Exspirator

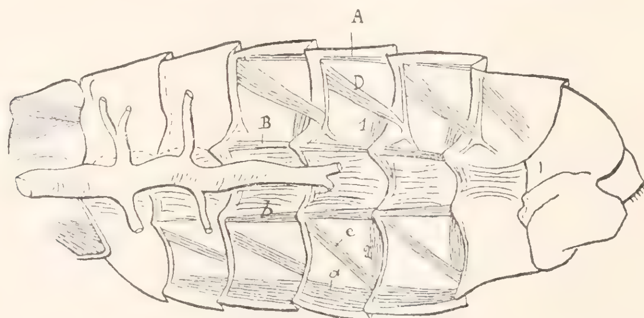


Fig. 46. Muskeln der rechten Hälfte des Abdomens von *Phryganea striata* ♀. (Nach PLATEAU, 247.) *A*, *B* longitudinale dorsale, *a*, *b* longitudinale ventrale Muskeln, *D*, *c* die queren Muskeln, *1*, *2* die den bei Hymenopteren vorkommenden Muskeln analogen Inspiratoren.

(ähnlich wie bei den Hymenopteren) vom unteren proximalen Ausläufer (Apodem) eines Tergits nach oben zum proximalen oberen Winkel des vorangehenden Tergits; im Sternite vom proximalen unteren Rande eines Sternits zum proximalen oberen Ausläufer des vorangehenden Sternits (umgekehrt wie bei den Hymenopteren). Als Inspiratoren deutet PLATEAU vertikale Muskelzüge (analog wie bei den Hymenopteren), welche von einem Ausläufer des Tergits und des Sternits zum distalen Rande des vorangehenden Segments verlaufen: ihre Wirkung besteht nicht in Voneinanderschiebung der Tergite und Sternite, sondern darin, daß sie während der Exspiration in jedem Tergit und Sternit etwas schief in einem distal geöffneten Winkel verlaufen und also die Inspiration unterstützen (welche wohl hauptsächlich passiv zustande kommt). (Von den Hymenopteren unterscheiden sich nach PLATEAU die Phryganeen noch durch die Abwesenheit eines kleinen vertikalen Muskels, welcher den Tergit- und Sternitabschnitt jedes Segments verbindet.)

Werden die exzessiven Senkungen des Abdomens durch Unterstützung der mittleren Abdomenregion vereitelt, so kann man folgende komplizierte Bewegungen sicherstellen: 1) zeitweise kommen Abdomenoscillationen vor, welche in keiner Beziehung zur Atmung stehen; 2) die schwachen Atemzüge bestehen in einer exspiratorischen Senkung der Tergite (besonders am 4. und 5. Segmente) und kleiner Verlängerung des Abdomens; 3) oft kommen z. B. nach 2—3 schwachen Atemzügen mächtige Respirationsakte zum Vorschein, wobei als Exspiration starke Senkung (insbesondere im 4. und 5. Segmente) der Tergite und schwache Bewegung der Sternite nach unten (besonders im 2. und 3. Segmente) sowie plötzliche Verkürzung des Abdomens (durch Ineinanderschieben der drei distalen Abdominalsegmente) (um etwa $^1/_{30}$) beobachtet wird; während der Exspiration erscheinen an den lateralen Verbindungshäuten longitudinale Falten. Sämtliche Segmente bewegen sich zugleich. (S. Hymenopteren.)

8. Coleopteren.

A. Adephagen: Carabiden.

Bei *Carabus granulatus* hat RATHKE (265a, p. 104) nebst der Tergitenbewegung des Abdomens auch kleine Verschiebungen der dorsalen Metathoraxfläche wahrgenommen. PLATEAU (247, p. 65) hat mittels seiner Projektionsmethode diese Angabe an *Carabus auratus* bestätigt, er hat eine exspiratorische Neigung des Metathorax nach hinten beobachtet; die Atembewegungen sind verhältnismäßig klein (etwa $^1/_{26}$ der inspiratorischen Länge des vertikalen Durchmessers im 4. Segmente); es besteht hier keine Wellenbewegung, die 7 proximalen Tergite steigen zugleich herab, so daß eine Konkavität entsteht, und verschieben sich etwas nach hinten; die beiden Phasen des Atemzuges sind fast gleich rasch; die Abdomenspitze wird bei der Exspiration etwas gesenkt. Nach CAMERANO (39, 40) (s. bei *Melolontha*) sind die Atembewegungen der dorsalen Metathoraxfläche bei *Carabus italicus* durch die Tätigkeit eines selbständigen thorakalen Exspirationsmuskels bedingt.

Bei den voll mit Eiern gefüllten Weibchen von *Abax striola* und *Carabus auratus* ist die Exspiration sehr erschwert; sie kommt nur in einigen Segmenten zustande und erhält einen progressiv wellenartigen Charakter; es kommen auch keine Metathoraxverschiebungen vor (PLATEAU).

Nach der Dekapitation erscheint bei *Carabus auratus* nur eine geringe Verkleinerung der Amplitude der Atemexkursionen.

Gegenüber den kleinen Exkursionen von *Carabus auratus* ($^1/_{26}$) geben die Cicindelen (*Cicindela hybrida*) mächtige Atembewegungen kund, indem der vertikale Durchmesser des Abdomens bis um $^1/_7$ exspiratorisch verkleinert wird. In der longitudinalen Richtung wird die Tergitenfläche konkav, die Abdomenspitze steigt schwach empor und es kommt eine merkliche Verkürzung des Abdomens zum Vorschein.

Ueber das Wasserleben einiger Carabiden s. PLATEAU, 249.

S. auch SCHWARTZ's Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffmangels und Sauerstoffüberflusses bei *Carabus auratus* (305).

Dytisciden.

Die *Dytiscus*-Larven (sowie *Hydrophilus*-Larven s. p. 463 u. a.) ventilieren ihr Tracheensystem nur vermittelst der beiden endständigen Stigmen; ihre mit Chitinhaaren bedeckten Anhänge bilden ein unbenetzbares Floß, durch das bei Berührung des Wasserspiegels das Tier daselbst getragen wird. PORTIER (254) hat mit dem binokularen Mikroskop das Verhalten des Ventilationsapparats der *Dytiscus*-Larve eingehend untersucht: wird derselbe entweder durch Wasserbewegung oder durch rasches Untertauchen der Larven überflutet, so dringt kein Wasser in ihn ein; die aus zartem Chitin bestehende Stigmenvorkammer („chambre de sûreté“) erleidet durch den Wasserdruck eine eigentümliche Deformation, so daß etwas Luft durch das Stigma hervorgepreßt wird und an den Rändern des letzteren angeheftet als „fermeture gazeuse“ automatisch fungiert; je jäher und schneller das Untertauchen, um so energischer wird dieser Verschluß durchgeführt. Wenn das Tier unter Wasser seine Beute verzehrt und sich dann zur dyspnoischen Ventilation („respiration haletante“) zur Oberfläche begeben hat, wird durch einen auf den Stigmenapparat gebrachten Wassertropfen sogleich die Ventilation eingestellt und nicht eine Spur von Flüssigkeit dringt in die Luftlöcher ein. Es besteht hier wohl ein prompt tätiger nervöser Mechanismus, dessen Receptoren in der nachgiebigen Stigmenvorkammer und in der Umgebung der Stigmen selbst liegen, und durch den die Atemventilation gehemmt wird. Der Stigmenverschluß folgt gewöhnlich unmittelbar nach, obwohl die Larve zuweilen mit offenen, nur durch die Luftblase geschützten Stigmen umher schwimmt. Nur bei künstlichem Versuch gelingt es, etwas Wasser in das Stigma einzubringen, aber unter den natürlichen Bedingungen kommt dies wohl niemals vor, da auch die schräge Lage des Stigmenapparates (von oben vorn nach unten hinten) einen Schutz gewährt; der Wassertropfen kann durch den Exspirationsstrom hinausbefördert werden. Aehnliche Verhältnisse werden auch bei anderen Wasserkäferlarven, z. B. *Acilius*, *Cybister*, angetroffen (und auch bei *Culex*- und *Anopheles*-Larven, s. Dipteren). Ueber die Stigmen der *Dytiscus*-Larven s. auch bei den Hydrophiliden.

ALT (1 b) hat neuerdings die morphologischen Verhältnisse der terminalen Stigmen (Fig. 47) eingehend erforscht, gibt aber selbst zu, daß Schlüsse auf die Funktion daraus schwer zu ziehen sind. Steigt die Larve vom Grund des Gefäßes auf, so berühren zunächst die Spitzen der Styli die Oberfläche des Wassers und werden so gedreht, bis sie in wagerechter Richtung zur Körperlängsachse stehen. Mit dieser Bewegung soll die Oeffnung des äußeren Stigmenrandes in ursächlichem Zusammenhang stehen. Hebt man mit einer Nadel langsam und vorsichtig die Styli in ihre gewöhnliche Lage, so ist eine deutliche Annäherung der äußeren Stigmenränder bis zum vollständigen Verschluß zu beobachten; über die Art dieses funktionellen Zusammenhanges vermag der Autor nichts Sicheres anzugeben, es scheint aber, daß es

sich da um keine Muskelwirkung handelt, sondern um Spannungsveränderungen in der weichhäutigen Umgebung, in welche die Styli eingebettet sind. — Die Längsachsen der Stigmengruben stehen zur Längsachse der Tracheenstämme in einem stumpfen Winkel so, daß sich die Stigmenöffnungen der Sagittalebene nähern und dicht nebeneinander münden. Der Reusenapparat ist hier nicht so deutlich ausgeprägt, wie bei den vorderen Stigmen. Am wichtigsten ist aber, daß die Stigmen der Hinterleibsspitze wahrscheinlich einen doppelten Verschluß besitzen: einmal einen äußeren durch die Lippenränder der Stigmenmündung, dann einen inneren durch den Verschlußapparat, welcher ähnlich gebaut ist, wie bei den vorderen Stigmen (über die Wirkungsweise der letzteren gibt ALT an, daß sie derjenigen der Imago wesentlich gleich ist, s. den allgemeinen Teil p. 373).

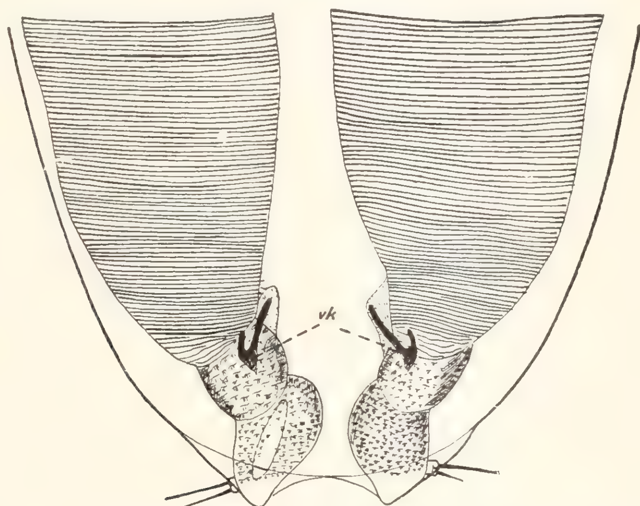


Fig. 47. Das letzte abdominale Stigmenpaar am Leibesende der Larve von *Dytiscus marginalis* (nach ALT, 1b). *vk* Verschlußkegel, im übrigen s. den Text.

Die übrigen Stigmen der *Dytiscus*-Larve sind nach ALT im Grunde gleich gebaut; sie besitzen eine sehr lang gestreckte Stigmengrube, an deren Grunde ein einfacher Verschlußmechanismus liegt, durch den die Stigmengrube seitlich komprimiert werden kann. Die Larven des ersten und zweiten Stadiums (vor der ersten und zweiten Häutung) haben nur die beiden letzten Stigmen offen; dann sind aber alle 10 Paare (2 am Thorax, 8 am Abdomen, wie beim Käfer) offen, wie schon LACORDAIRE, SCHIÖDTE, KRANCHER und MEINERT angegeben haben (gegenüber LAMPERT und BADE, s. ALT). Die äußerst feine Oeffnung dieser Stigmen verhindert das Eindringen von Wasser. Für die Luftventilation sind sie allerdings belanglos; erst bei der Verpuppung, zu welcher die Larve ans Land geht, kommen sie zur Geltung (der mächtige Reusenapparat der Stigmengrube erhält ebenfalls erst dann seine Bedeutung). ALT zitiert die Beobachtung von BLUNCK, daß kurz vor der Verpuppung bei Erschütterung des Gefäßes Luftbläschen aus den Stigmen hervortraten.

Neuerdings gibt WESENBERG-LUND (359 a) über *Ilybius*- und *Agabus*-Larven an, daß sie im Winter unter der Eisdecke gefangen im Zimmeraquarium, auch wenn dasselbe von der Sonne beschienen wird, keine Ventilationen vollführen.

S. auch den allgemeinen Teil p. 412 über das Verhalten der verschiedenen Dytiscidenlarven gegenüber dem Sauerstoffmangel. Nach dem Autor muß auch

die Hautatmung im Wasser in Betracht gezogen werden: die *Ilybius-* und *Agabus-*Larven haben eine ganz weiße Bauchfläche; in diesem Bezirke ist das Chitin sehr dünn und es breiten sich zahllose Tracheen aus; das gleiche gilt für die *Rhantus-*Larven, doch sind erst spezielle Untersuchungen nötig.

Bei der Imago, bei der das Respirationssystem neuerdings ebenfalls von Alt (1 a) eingehend bearbeitet wurde, unterscheidet der Autor das erste Paar als prothorakal, das zweite unbestimmt als meso- oder metathorakal, die übrigen 8 Paare sind abdominal, wovon das proximalste etwas zum Metathorax verlagert sein soll. Die ausführliche Schilderung muß im Originale nachgelesen werden. Ueber die vermutliche Wirkungsweise der Stigmenapparate s. den allgemeinen Teil p. 374.

Die Ventilation und überhaupt die ganze Einrichtung für Luftaufnahme aus der Atmosphäre ist bei den Imagines von Dytisciden und Hydrophiliden wesentlich verschieden (wie auch sonst morphologisch die beiden Familien der Wasserkäfer sich voneinander weitgehend unterscheiden), was oft noch heute wie früher vernachlässigt wird.

Schon Nitzsch (233) hat hervorgehoben, daß man in bezug auf das „Respirationsgeschäft" keinen Unterschied zwischen den Schwimm- (*Hydrophilus*) und Wasserkäfern (*Dytiscus*) gemacht hat, „den alten Frisch" (97) ausgenommen, welcher sich aber ebenfalls durch die an Dytisken durchgeführten Beobachtungen zur Verallgemeinerung verleiten ließ. Nitzsch macht auf den Unterschied des Körperbaues und der Luftlöcheranordnung beider Käfergattungen aufmerksam. „Die Dytisken sind auf der Rückenfläche, soweit sie von den zusammengelegten Flügeldecken gebildet wird, merklich flach, unten gewölbt, das Ende der Flügeldecken steht gerade nach hinten aus, wenn es nicht gar ein wenig aufwärts gezogen ist, bei den Hydrophilen aber ist die Unterseite mehr oder weniger abgeflacht und die Rückseite sehr gewölbt, wobei das Ende des Körpers eher nach unten kommt; im Gegensatze zu den meisten Käfern liegen die vordersten Luftlöcher bei den Dytisken weit nach hinten und dorsal unter den Flügeldecken, die beiden letzten Paare der abdominalen Spiracula (Fig. 48) sind ausnehmend groß und ausgebildet, was der Atmungsart dieser Käfer entspricht, welche im Wasser nur unter die Flügel Luft bringen, also mit den letzten Segmenten des Hinterleibes, an welchen eben die größten Luftlöcher sind, zuerst und zunächst die Luft berühren, während die Luftlöcheranordnung der Hydrophilen sich derjenigen der meisten Coleopteren nähert, indem das vorderste Paar unten liegt und unter den Abdominalpaaren nur das erste von ansehnlicher Größe ist (die letzten die kleinsten und engsten sind)." In der Tat ist auch der Atmungsmechanismus beider Käfer verschieden: bei *Hydrophilus caraboides* etc. hat der Autor einen Luftüberzug besonders unter dem Halsschilde und der Brust gesehen, welche Teile mit sehr feinen, dichten Härchen besetzt sind, zwischen denen die Luft als



Fig. 48. Abdomen von *Dytiscus* nach Entfernung der Elythren und rechts auch des Flügels, um die Anordnung der Stigmen zu zeigen. (Aus Miall, 207.)

eine silberne Blase haftet, von dem überstehenden Körperrande vor dem Ablösen geschützt — wovon bei den Dytisken keine Spur zu finden ist, entsprechend dem abweichenden Körperbaue. Ueber das komplizierte Benehmen der Hydrophiliden bei der Luftaufnahme s. p. 464.

Die Luftaufnahme der Dytisciden hat Du Bois Reymond (67) eingehend untersucht. In seiner Abhandlung macht er darauf aufmerksam, daß, wenn man das Wasser bis auf kleine Luftblasen mit einer Glasplatte bedeckt, die mit der Hinterleibsspitze an der Oberfläche tastenden Käfer genau empfinden, wenn sie auf eine Luftblase stoßen; es öffnet sich ein Spalt zwischen Flügeldecken und Abdomen, in dessen Tiefe silbern glänzend die rückständige Luft des Behälters erscheint, und die äußere Luft tritt hinein (sogar eine Luftblase von 15 mm Durchmesser). Es handelt sich um eine zwerchfellähnliche einsaugende „Inspirationsbewegung" der Tergite, denn, schneidet man in die Flügeldecken eine Oeffnung, so dringt in diese beim Oeffnen der Hinterleibsspalte Wasser ein. Ohne die Flügeldecken kann der Käfer in feuchter Luft wochenlang leben, im Wasser stirbt er innerhalb 12 Stunden (s. weiter Babák), denn es ist ihm unmöglich, an der Oberfläche mit den Tracheen zu atmen. — Die Flügeldecken schnappen mit ihrem feinen dichtanliegenden Raum in eine Art Falz am Rande der Bauchwölbung, nach innen wird die Fassung durch den weichen Hautwulst gesichert; vorne ist der Spalt zwischen beiden Flügeldecken durch kleine Hautlappen verschlossen, welche sich spannen, wenn die Flügeldecken aufgerichtet werden. Hinten liegt der glatte Rand derselben ohne besonderen Schutz dem behaarten letzten Rückenschilde auf. Das Aufnehmen der Luft besteht einerseits in der Einziehung des Rückens, wodurch der Hohlraum unter den Flügeldecken vergrößert wird, andererseits wird die Abdomenspitze hervorgeschoben und ein spaltförmiger Eingang zum Rückenraum gebildet. Die die Zeugungsorgane enthaltende Kapsel ist an eine innerhalb der Bauchhöhle auf dem letzten Abdominalschilde liegende Chitinplatte angeheftet, welche in der Mitte durch einen Längsspalt geteilt und mit der Leibeswand (abgesehen von einer seitlichen membranösen Befestigung) nur durch einen starken über der Grenze des letzten und vorletzten Bauchringes transversal gelegenen Bügel verbunden ist: durch Muskeltätigkeit wird dieser Bügel mitsamt der Platte nach hinten gezogen und unter den Flügeldecken hervorgetrieben, wobei die Muskeln der Genitalkapsel als akzessorische Atemmuskeln mitwirken (was der Autor eingehender schildert). Indem die Kapsel in die Tiefe des Abdomens hinabgedrückt und der Bügel durch seine Muskeln distal an das Bauchschild gezogen wird, kommt die „Schluckbewegung" zustande. — Daraus ist ersichtlich, daß die „Inspiration" in den Rückenraum mit der eigentlichen Exspiration verbunden auftritt: die aus den Tracheen wohl durch extreme Exspiration herausgepreßte Luft mischt sich mit der durch den Spalt aufgenommenen; die Zeitfolge der komplizierten Bewegungen kennen wir nicht; die nachherigen Atembewegungen des Käfers in der Tiefe des Wassers bestehen wohl in geringeren Exkursionen der Tergite (s. weiter Babák).

Bei Gadeau de Kerville (150) wird berichtet, daß die Tiere ohne Flügeldecken und Flügel, bei freiem Zutritt der Luft, in 1—3 Tagen sterben, angeblich

infolge des Umstandes, daß die Luft schwer oder gar nicht in die Tracheen aufgenommen werden soll; nach einseitiger Operation wird längeres Leben beobachtet. Unsere Erfahrungen (s. weiter) sind abweichend, die Käfer lebten ohne Flügel und Flügeldecken viele Tage. Doch ist es möglich, daß beim normalen Tiere durch Kompression des Luftraumes unter Wasser die Tracheenfüllung gefördert wird.

Aehnlich wie *Dytiscus* schöpfen die Luft seine Verwandten *Cybister, Colymbetes, Ilybius, Acilius, Agabus* u. a.

Ueber die Ventilation von *Cybister Roeselii* gibt Schmidt-Schwedt (298) an, daß man durch die durchsichtige Bauchwand des auf den Rücken gelegten Käfers besonders die querverlaufenden Stämme des Abdomens und eine große Tracheenblase der Brust Bewegungen ausführen sieht: sie gehen abwechselnd zusammen und wieder auseinander (infolge des Muskeldruckes und der Elastizität).

Die Dytisciden sind befähigt, auch ganz kleine Luftblasen an der Decke des sonst verschlossenen Gefäßes aufzufinden und unter die Elythren aufzusaugen (s. auch Babák, 5), und Wesenberg-Lund berichtet dasselbe für das Verhalten der Tiere in der Natur unter der Eisdecke (359a): sie betasten die Luftblasen mit den Fühlern und Palpen, drehen sich um und ziehen sie ein.

Die Anordnung der Muskeln des Abdomens ist bei den Dytisciden sehr ähnlich wie bei den Hydrophiliden, indem jederseits in jedem Segment zwei starke Exspiratoren vorkommen, deren Verlauf aber gekreuzt ist (Plateau, 237, p. 57). S. darüber insbesondere auch die neue Arbeit von Bauer (14), der die transversalen Exspiratoren abbildet und auch über einen zarten Exspirator im Metathorax berichtet.

Faivre (88) hat die Atembewegungen von *Dytiscus* folgendermaßen geschildert: die Inspiration besteht in der Herabsenkung der lateralen Platten jeder Seite („lames latérales“), Erhebung der Abdominaltergite, Verlängerung und Biegung der drei distalen Segmente; die Exspiration verläuft umgekehrt. Plateau (247, p. 56) weist aber mittels der Projektionsmethode nach, daß während der ruhigen Atmung die Länge des Abdomens sich nicht ändert; bei manchen Individuen erscheint eine kleine Hebung der Abdominalspitze bei der Exspiration; die Neigung der Epimeren, auf welche Faivre Gewicht legt, ist nur eine Folge von Herabsenkung der Tergite, und kommt bei der Exspiration zustande. Im Vergleiche mit *Hydrophilus* sollen die Exkursionen bedeutend kleiner sein, da der vertikale Durchmesser höchstens nur um $^1/_{22}$ bei der Exspiration verkleinert wird; deswegen ergibt die graphische Methode selten befriedigende Resultate (s. aber unsere Ergebnisse weiter unten). Die Inspiration erscheint dann gedehnt, progressiv abnehmend, ohne daß sie in eine Pause überginge; die Exspiration ist anfangs sehr jäh und weist ebenfalls, trotz des weiteren gedehnteren Verlaufes, keine echte Pause auf — als Eigentümlichkeit führt Plateau die zitternde Kurve derselben an (es scheint ihm nämlich, daß die Erschütterungen nicht allein durch Mängel der Methodik bedingt sind). Bei der Projektion blieb das Abdomen völlig frei; es kommen bei manchen Individuen leichte vertikale Oscillationen desselben vor. Der Metathorax soll nach Plateau völlig unbeweglich sein, doch Camerano (39, 40, s. weiter) sah bei stark vergrößerter Projektion des *Dytiscus marginalis* kleine mit den abdominalen Atembewegungen synchrone Verschiebungen des dorsalen Metathoraxbezirkes und fand auch den entsprechenden Exspirationsmuskel. Die

Sternite nehmen an den Atembewegungen keinen Anteil. Bei den Tergiten wird bei der Exspiration am ersten Segment eine schwache Neigung nach hinten beobachtet, am 7. eine solche nach vorn, die Tergite 2—6 sinken herab und etwas nach hinten, wobei am 2. bis 4. Segmente die größte Verschiebung vorkommt (die Tergite 3 und 4 gehen von der inspiratorischen longitudinalen Neigung nach hinten in eine fast horizontale Lage über): im ganzen wird die Konkavität des Rückens stärker, während bei der Inspiration die Tergite 1—4 sogar eine Konvexität bilden können. In der queren Richtung werden die Tergite in der Exspiration etwas abgeplattet. Die weiche stigmentragende Zone sinkt exspiratorisch ein und die Epimerenränder werden nach innen geneigt. Es besteht keine Wellenbewegung.

Beim befestigten Tiere (nach Entfernung der Beine und der Elytren) wird ein ununterbrochener Atmungsrhythmus beobachtet. Aber nach der Fensterung der rechten Elytre beim sonst intakten Tiere erscheinen nach Plateau unter Wasser lange inspiratorische Atemeinstellungen, indem nach etwa 20—40 Sekunden 1 oder 2 forcierte Exspirationen zustande kommen (manchmal wird hierbei eine Luftblase entleert, wonach sich der Käfer gewöhnlich unmittelbar zur Wasseroberfläche begibt, um seinen Luftvorrat zu erneuern). An der Oberfläche wird eine lange inspiratorische Atemeinstellung wahrgenommen, nachher erscheinen 1 oder 2 schwache Exspirationen, und das Tier taucht unter. Der Autor hebt die Möglichkeit hervor, daß der ununterbrochene Atemrhythmus die Folge der abnormen Reizung des entblößten Dorsums ist oder des Einflusses der Gehirnganglien (Unruhe des verstümmelten und fixierten Tieres). Faivres Behauptung, daß beim (auch künstlich hervorgerufenen) Kontakte der Abdomenspitze mit der Wasseroberfläche die drei distalen Segmente herabsinken und dann gegen die Elytren gepreßt werden, wonach das Tier rasch herabsteigt, erklärt Plateau für irrig: die distalen Segmente nehmen an der Ventilation einen völlig untergeordneten Anteil; Faivre hat die inspiratorische Rückenkrümmung des Abdomens unzutreffend aufgefaßt.

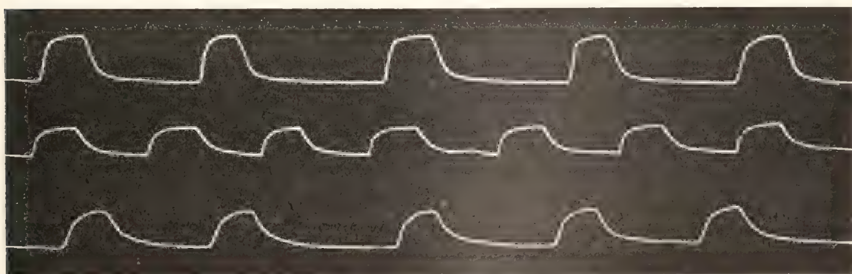


Fig. 49. Normaler Atemrhythmus des *Dytiscus marginalis* in der Luft (verschiedene Formen).

Babák (5) hat unter Mitwirkung von Hepner am freien sowie am befestigten und in eine vervollkommnete Registriervorrichtung (Fig. 24) eingespannten *Dytiscus marginalis* und *Dytiscus latissimus* sehr ausgiebige Atemexkursionen verzeichnet, deren sämtliche Phasen (Fig. 49) in Beziehung zur Amplitude, Frequenz, dem allgemeinen Zustande des

Zentralnervensystems usw. weitgehend variieren (s. das Original); es gibt keine Exspirationspause, sondern nach der Einstellung des jähen Aufstieges setzt sich die Kontraktion der Exspiratoren noch weiter, allerdings in einer oft von der Horizontale nur wenig sich abhebenden Richtung fort; die Inspirationspausen sind sogar bei stark beschleunigter Atmung deutlich, in der Norm sind sie auffallend. Der Atemrhythmus besteht in der Luft beim ungereizten Tiere nur aus seltenen, etwa 4—5, aber auch oft nicht einmal 1 Atemakte in einer Minute; oft bilden die seltenen Atmungen gleichsam eine langgezogene Atemperiode, und die Pause zwischen solchen Perioden kann bis 5, ja noch mehr Minuten betragen. Am gereizten Tiere (Fig. 50) (nach Befestigung, nach Entfernung der Elytren und Flügel, nach einer „Scheinverschließung" der Stigmen, bei der sämtliche diesbezügliche Manipulationen, auch

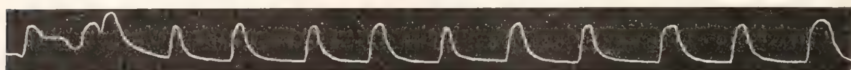


Fig. 50. Atemrhythmus des *Dytiscus marginalis* in der Luft gleich nach der mechanischen Reizung.

das Bestreichen der letzteren, aber ohne Einbringen von Vaseline, ausgeführt werden usw.) entsteht ein ununterbrochener beschleunigter Atemtypus, bei dem bis 16 Atmungen in einer Minute gezählt werden; doch wurde derselbe zuweilen auch ohne auffindbare äußere Ursache registriert. Individuell bestehen verschiedene große Unregelmäßigkeiten (krampfartige Kontraktionen der Exspiratoren mit angedeuteten sehr raschen Atemakten usw.). — Durch die Verschließung des letzten oder der beiden letzten oder aber auch der proximalen Stigmenpaare mit Vaseline wird (nach Beruhigung des Tieres) eine starke Abflachung und Dehnung der Atemkurven (Fig. 51), wohl hauptsächlich durch erschwerte Ventilation bedingt, hervorgebracht.

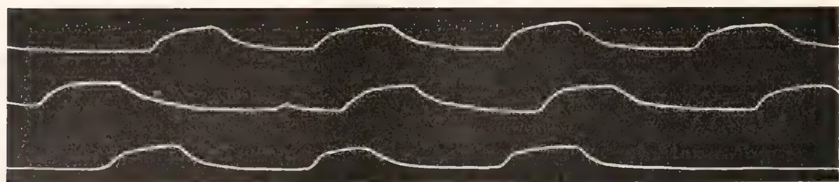


Fig. 51. Atmung von *Dytiscus marginalis* nach Verklebung der zwei letzten Stigmenpaare mit Vaseline.

Auch der im Wasser eingeschlossene Käfer (ohne Elytren und Flügel oder nach kleiner Fensterung derselben) weist allmählich regelmäßige, allerdings kleinere und auch seltene Atembewegungen auf (Fig. 52—54) (besonders im Vergleiche zum gereizten Tiere in der Luft). Die letzteren dienen nach Entfernung der Elytren und Flügel nicht mehr der Lufterneuerung, sondern bloß der Luftdurchmischung in den Tracheenstämmen.

Nach längerem erzwungenen Aufenthalte unter Wasser, nach der Stigmenverschließung, bei der Ventilation des Rückenraumes aus einer

Wasserstoffatmosphäre, sowie bei Registrierung der Atembewegungen eines in mit Wasserstoff durchströmtem Raume befestigten Käfers wird keine auffällige regelmäßige Frequenz- und Amplitudenverstärkung beobachtet, welche man als Dyspnoë in Folge des Sauerstoffmangels im Zentralnervensystem deuten könnte. Zuweilen wird wohl nach ausgedehnten Stigmenverschließungen ein ununterbrochener beschleunigter Atem-

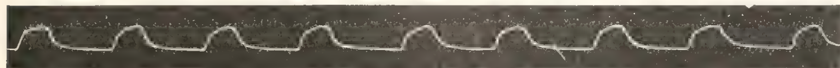


Fig. 52. Normaler Atemrhythmus des *Dytiscus marginalis* in der Luft (zum Vergleiche mit dem Wasserversuch s. Fig. 53 und 54).

typus beobachtet, und ebenso im Wasserstoff, aber vielleicht ist diese Erscheinung nur als Reizfolge aufzufassen, denn in der Mehrzahl der Fälle kommt sie nicht vor, ja in der Wasserstoffatmosphäre wird oft sogar Atemstillstand verzeichnet. Das Fehlen eines prompt tätigen chemischen Regulationsmechanismus der Atemtätigkeit könnte man mit der ganzen Lebensweise des Tieres



Fig. 53. Atemrhythmus des *Dytiscus marginalis* unter Wasser (s. das Verhalten in der Luft Fig. 52).

in Beziehung bringen, sowie mit der vom Autor sichergestellten großen Resistenz des Käfers gegen Sauerstoffmangel (bei den Erstickungsversuchen hat das Tier sogar viele Stunden, ja tagelang gelebt).

Nachträglich habe ich auch bei Gadeau de Kerville (150) Angaben über die Widerstandsfähigkeit von *Dytiscus* gegenüber Asphyxie gefunden: die hermetisch im Wasser verschlossenen Käfer werden in 1—3 Tagen matt und sterben in 2 bis 5 Tagen (am spätesten in 8 Tagen). (S. daselbst auch über den Einfluß der Kälte und Wärme.)



Fig. 54. Atemrhythmus des *Dytiscus marginalis* unter Wasser (s. Fig. 52 u. 53).

Das 8 Segmente enthaltende Abdomen des *Dytiscus* enthält nur 6 Ganglien, von denen das erste ganz nahe an das Metathorakalganglion gerückt ist. Das wäre nach Plateaus Meinung die Ursache, warum Faivre nach Vernichtung des letzteren Atemstillstand beobachtete und das Metathorakalganglion als das eigentliche Atemzentrum ansprach; das erste Abdominalganglion, welches bei dieser Operation leicht in Mitleidenschaft gezogen werden kann, soll

aber nach Plateau gerade drei (oder sogar vier) proximale Abdominalsegmente innervieren, also eben diejenigen, an welchen die hauptsächlichen Atemexkursionen vorkommen. Es muß aber hervorgehoben werden, daß Faivre — durch Baudelots (13) Ergebnisse an Libellenlarven beunruhigt — seine Versuche wiederholt hat (89), bei größtmöglicher Schonung des naheliegenden ersten Abdominalganglions: er sah dann noch Bewegungen — „partiels et intermittents“ — des Abdomens, aber nur bei Reizung reflektorisch zustande kommen, „on peut ainsi provoquer par le jeu d'actions réflexes quelques mouvements respiratoires partiels et de peu de durée“. Faivre legt Gewicht auf die intime Verbindung der Atembewegungen mit den Schwimm- und Flugbewegungen, welche mittels des Metathorakalganglions hervorgebracht werden, und erklärt auf diese Weise, daß das letztere auch die Respirationsbewegungen weitgehend beherrscht: um zu respirieren, muß das Tier zuerst die Luft durch Schwimmbewegungen aufsuchen; — doch haben wir schon oben angeführt, daß auch unter Wasser Atembewegungen vorkommen; daß aber das Metathoracalganglion doch eine besondere Bedeutung für die Atemtätigkeit hat, ist sehr wahrscheinlich, um so mehr, wenn Cameranos (s. oben) Angabe zu Recht besteht, daß auch der Metathorax an den Atembewegungen einen aktiven Anteil nimmt. Plateau hat nichtsdestoweniger nach schonender Exstirpation des Metathorakalganglions zuerst noch die normale Anzahl der Atemzüge gefunden, bald aber wurde die Atmung eingestellt, wohl deswegen, weil sich die Läsion distal verbreitet hatte; selbst noch nach Durchtrennung des Bauchmarks hinter dem ersten distinkten Abdominalganglion erscheinen (nicht-respiratorische) Bewegungen des Hinterteils. Die Reizung der drei proximalen (selbständigen) Abdominalganglien soll nach Faivre nur Krümmungen des Abdomens, aber keine Atembewegungen zur Folge haben.

Nach Vernichtung der Gehirnganglien, Durchtrennung der Kommissuren zwischen dem Unterschlund- und Prothorakalganglion, sowie zwischen Prothorakal- und Mesothorakalganglion, endlich auch zwischen Mesothorakal- und Metathorakalganglien werden nach Faivre die Atembewegungen fortgesetzt (wenigstens einige Zeit nach der Operation). Plateau hat mittels der graphischen Methode sichergestellt, daß nach der Dekapitation (Entfernung auch der Schlundganglien) der Atemrhythmus eher beschleunigt (9 statt 7, 7 statt 5), aber die Amplitude stark verkleinert wird. — Nach Baudelots (89) Versuchen an Dytiscidenlarven (wahrscheinlich von *Colymbetes*) sollen die isolierten Abdominalganglien einen schwachen Atemrhythmus eine Zeitlang unterhalten (s. Libellenlarven).

Babák (5) hat mit Hepner nach der Dekapitation, welche ohne großen Blutverlust vollbracht worden war (Betupfung der Amputationswunde mit heißer Nadel, Amputation vor einer festen Ligatur) eine auffallende (und weitgehend definitive) Beschleunigung des Atemrhythmus beobachtet, während die Verkleinerung der Amplitude eher als eine Nebenwirkung der Operation aufzufassen ist, die mit der Zeit verschwinden kann (Fig. 55 u. 56). Ohne Zweifel erweist sich die proximale Ganglienmasse als ein wichtiger Regulator des Atemrhythmus. — Durch Wasserstoffdurchströmung des Raumes, in dem ein dekapitierter Käfer atmet, wird fast regelmäßig sehr bald Atemeinstellung bewirkt, während die Luftzufuhr wieder rasch

den Atemrhythmus herstellt. Es handelt sich wohl um reflektorische Beeinflussungen; die Rezeptoren des Rumpfes aber haben (s. oben), solange sie mit den Regulationsmechanismen der Kopfganglien verbunden sind, keinen so ausgesprochenen Einfluß auf die Tätigkeit der Atemzentren des Rumpfes. — Auch nach Entfernung des Prothorax wird ein sehr beschleunigter, aber schwächerer und bald vorübergehender Atemrhythmus registriert.

Die Beobachtungen PLATEAUS an einem kleinen Dytisciden, *Colymbetes fuscus*, führten zu ganz ähnlichen Ergebnissen wie bei *Dytiscus*; als eine für die Untersuchung der eigentlichen Respirationsbewegungen störende Eigentümlichkeit führt hier der Autor erhebliche Abdomenoscillationen an, indem das Abdomenende sich ex-

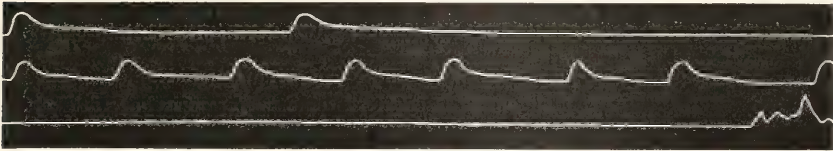


Fig. 55. Atemrhythmus des *Dytiscus marginalis* nach der Dekapitation (I) s. Fig. 55.

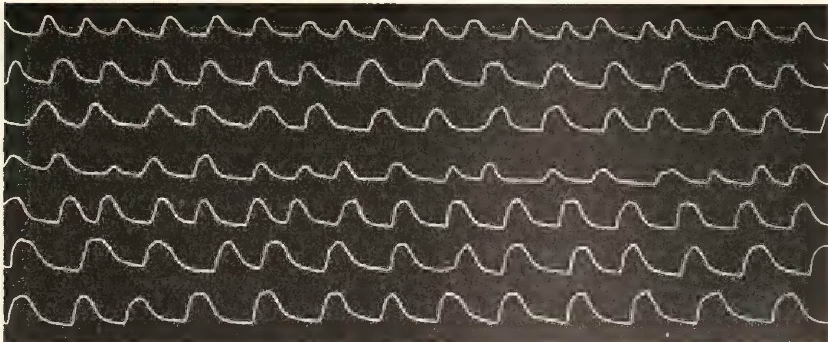


Fig. 56. Atemrhythmus des *Dytiscus marginalis* nach der Dekapitation (II) s. Fig. 55.

spiratorisch stark erhebt. Auch kommt bei dem Tiere wie bei *Dytiscus* nur eine kleine exspiratorische Verminderung des vertikalen Abdomendurchmessers vor ($^1/_{20}$—$^1/_{18}$).

Ueber ein eigentümliches Benehmen einiger zum Fluge sich anschickenden Dytisciden berichtet GRIFFINI (113): Der Käfer entleert, nachdem er aus dem Wasser herausgekrochen ist, eine ziemliche Menge von Wasser aus dem Enddarm und setzt sich dann so, daß die Tibien und Tarsen des hintersten Extremitätenpaares, sowie das Hinterleibsende auf der Unterlage ruhen, die extendierten mittleren Extremitäten sich auf die Spitzen der Tibien stützen, die Vorderbeine frei in der Luft hängen; dann öffnet er etwas die Flügeldecken und beginnt zu summen, bis er nach etwa 2—4 Minuten, nach immer stärkerem Tönen, die Elytren entfaltet und wegfliegt. Dies soll der Käfer immer vor dem Fluge wiederholen (wenn ihm der Flug nicht gelungen ist, allerdings vor dem neuen Versuche kürzer). Der Autor hält diese

heftigen Flügelvibrationen für eine Einrichtung, welche ausgiebiger Tracheenventilation dient.

Gyriniden (nebst Bemerkungen über andere Wasserkäfer).

Der Taumelkäfer, *Gyrinus natator*, atmet an der Wasseroberfläche wie ein Landkäfer, ins Wasser nimmt er eine silberglänzende Luftschicht am Bauche und Hinterende mit hinab (LAMPERT, 167, SCHMIDT-SCHWEDT, 298). Nach BURMEISTER (36) nimmt er aber auch Luft am Hinterende zwischen Flügeldecken und Bauch auf, was ihm um so leichter sein soll, als er frei auf der Oberfläche in kreisförmigen Bewegungen hin und her schwimmt. Auch MIALL (207) gibt an, daß dem Körperbezirke zwischen den Enden der Elytren und der Abdomenspitze eine Luftblase anhaftet.

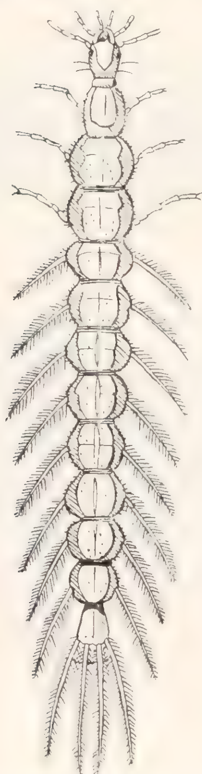


Fig. 57. Larve von *Gyrinus marinus* (aus MIALL, 207, nach SCHIÖDTE). Etwa 7mal vergrößert. An den acht proximalen abdominalen Segmenten je ein Paar, am 9. zwei Paar Tracheenkiemen.

Inwieweit den Wimperkämmen von *Gyrinus* und anderen Wasserkäfern eine respiratorische Tätigkeit zukommt, müßte erst untersucht werden.

Bei *Cnemidotus* (Dytisciden), *Gyrinus*, *Orectochilus* (Gyriniden), sowie bei Hydrophiliden (s. daselbst), Parniden, Elmiden, Cyphoniden u. a. kommen Tracheenkiemen vor (s. BERLESE, 20). Im sauerstoffarmen Wasser hat SCHMIDT-SCHWEDT (298) die Gyrinidenlarven den Hinterleib auf und nieder schwingen sehen, während sie sich mit den Beinen festhielten. Bei *Cnemidotus*-Larven sieht man fadenförmige, gegliederte, seitlich an den sämtlichen Hinterleibssegmenten angebrachte Pseudobranchien (keine Stigmen); bei *Gyrinus*-Larven an den vorderen 8 Abdominalsegmenten je ein, am vorletzten zwei Paar Kiemen (Fig. 57); bei den Elmiden kommen sowohl Luft- als auch Wasseratmungsorgane vor (junge *Elmis*-Larven besitzen keine Stigmen, ältere aber 12 Paare davon und am Körperende hervorstreckbare Pseudobranchien). Bei den Cyphoniden *Helodes*, *Cyphon*, *Hydrocyphon* befinden sich an dem vorletzten Segmente ein Paar Stigmen, am letzten Pseudobranchien. *Potamophilus*, *Macronychus* und überhaupt viele wasserlebende Parnidenlarven atmen nach FRIEDENREICH (96) bei geschlossenem Tracheensystem durch 5—6 Paar Kiemen, nur eine in feuchter Luft lebende Art hat 8 Paar wegsame Stigmen. Die beiden Tracheenlängsstämme enden blind im 11. Segmente mit einer Erweiterung, die vielleicht eine Vorratskammer von Luft für die drei letzten kiemenlosen Segmente darstellt. Das 12. Körpersegment sorgt durch Auf- und Abbewegungen für die Erneuerung des Atemwassers. Die Larven heften sich mit ihrer Bauchfläche wie mit einer Saugscheibe glatten Steinen in Bächen an. Die Käfer, z. B. *Parnus Dumerilii*, *P. prolifericornis* besitzen eine mächtige Luftschicht an der ganzen Körperoberfläche. — MILNE-EDWARDS (212a) erwähnt AUDOUINS Beobachtung über die Fähigkeit von *Blemus* außerordentlich lange unter Wasser auszuhalten.

ANNANDALE (3) berichtet über das Wasserleben eines indischen Curculioniden auf *Limnanthemum* und einer Lampyridenlarve (wahrscheinlich *Lucia vespertina* auf *Pistia stratiotes*). Ueber Chrysomeliden s. weiter.

B. Polyphagen.

Staphyliniden.

Bei den Staphyliniden hat RATHKE (265a, p. 104) über die Bewegungen der dorsalen Fläche des Metathorax berichtet, dagegen aber keine auffälligen Exkursionen der abdominalen Tergite gesehen; er bringt dies in Zusammenhang mit dem Umstande, daß bei *Staphylinus* die weitesten und bedeutendsten Luftgefäße in der hinteren Brusthälfte liegen. PLATEAU (247, p. 94) untersuchte *Staphylinus caesareus*, an dem er mittels der Projektionsmethode bei der Exspiration starke Depression des Meso- und Metathorax, schwächere der drei proximalen abdominalen Tergite und gleichzeitige Erhebung des distalen Hinterleibsabschnittes sicherstellte; weiter den *Staphylinus pubescens*, bei dem nur der Metathorax und das erste abdominale Segment Atembewegungen aufweisen, und *Staphylinus olens*, bei dem auch der Mesothorax sich verschiebt. Es besteht hier also nur stark ausgesprochen das, was bei manchen anderen Coleopteren vorkommt: nämlich eine Hauptbeteiligung der proximalen abdominalen Segmente an den Atembewegungen und Mitbeteiligung der distalen Thoraxsegmente. Die letztere soll nach PLATEAU aber auch bei den Staphyliniden nur eine Folge der Abdominalbewegungen sein und nicht eine speziell bedingte Erscheinung. PLATEAU findet in Uebereinstimmung mit RATHKE keine speziellen Muskeleinrichtungen in den distalen Thoraxabschnitten derselben; nur die dorsalen Abdominalmuskeln sind merklich differenzierter und erinnern an die der Forficuliden (s. p. 434).

Cantahriden (Malacodermata).

Bei *Cantharis (Telephorus) fuscus* sinken die lateralen Tergitenpartien (Segment 1—7) während der Exspiration herab, wobei die Epimeren sich nach innen neigen, aber die mediane Konvexität der Tergite und Sternite nimmt zu (bis $^1/_{30}$, PLATEAU, 247, p. 100). — Ueber die wasserlebende Art s. bei Gyriniden.

Elateriden.

Die Elateriden (*Corymbites latus*) weisen nach PLATEAU (247, p. 98) bei der Exspiration eine Senkung der beiden distalen Thoraxabschnitte auf, und von den abdominalen Segmenten wird am 3. die stärkte vertikale Verengerung (bis $^1/_{10}$) gemessen; gleichzeitig erhebt sich die Hinterleibsspitze. Es kommen lange Atemstillstände vor, getrennt durch einen oder zwei rasche Atemzüge. (Nebstdem oscilliert das Abdomen und biegt sich um.)

Bei *Pyrophorus* hat DUBOIS (66, p. 372) die Atembewegungen registriert, indem er einen leichten Hebel durch ein Fensterchen der Elytren auf den Tergiten befestigte; bei der Exspiration erhebt sich etwas die Hinterleibsspitze und die ventralen Leuchtorgane erscheinen im lebhaften Glanze. Bei der Reizung sollen protrahierte Exspirationen vorkommen. — HEINEMANN (133) bemerkt hinsichtlich

des Atemmechanismus der *Cucuyo*, daß die Verkürzung des vertikalen Durchmessers des Abdomens bei der Exspiration sich mit Erhebung des letzteren durch am Metathorax entspringende Dorsalmuskeln kombiniert, sowie mit oft sehr bedeutender Streckung und Verkürzung des Abdomens in der Längsachse (von den zwischen Dorsal- und Ventralschienen angebrachten niedrigeren Seitenschienen soll besonders die vordere größte, welche den beiden ersten Segmenten entspricht, an den Respirationsbewegungen sehr lebhaften Anteil nehmen). Im weiteren betont er die Bedeutung der Beobachtung, daß das abgetrennte Kopf-Vorderbrustsegment nicht nur 2—3 Tage lebt und sich so benimmt, als ob gar keine Verletzung stattgefunden hätte, sondern daß auch die Prothoraxleuchtorgane nicht die geringste Veränderung ihrer Tätigkeit erkennen lassen, was ohne sehr kräftige Atmung unmöglich wäre: es handelt sich dabei angeblich um die Wirkung fortdauernden Vorschiebens und Zurückziehens des Mundrüssels, wodurch — vermittelst der Saugwirkung des sich kontrahierenden Darmrohres — die Luft in die vermöge ihrer Elastizität klaffenden Tracheenenden getrieben werden soll (die Schlaffheit der Darmrohrwandungen verhindert bei Nachlaß der Kontraktion den Eintritt von Luft in die Darmröhre); diese Aspirationswirkung soll am unverletzten Tiere bei geöffneten ersten Bruststigmen noch kräftiger sein. Aus dem Verhalten der Brustleuchtorgane gegenüber dem Bauchleuchtorgan schließt der Autor, daß die Atmung des Vordertieres ausgiebiger ist, als im Abdomen. Auch an dem vereinigten Meso-Metathorax werden recht starke Atembewegungen wahrgenommen, die von den verhältnismäßig weichen Rücken- und Seitenteilen des Chitinskeletts ausgeführt werden, unabhängig von den Abdominalatmungen und viel seltener als diese. Nach dem Autor kommt sogar bei dem isolierten Prothorax (von sehr kräftigen Tieren) eine wenn auch unvollkommene Atmung vor. Das Abdomen weist regelmäßige, denen am unverletzten Tiere gleichende Respirationsbewegungen nur mit dem Metathorax verbunden auf; das Metathorakalganglion innerviert nämlich die so wichtige Muskulatur zwischen Metathorax und erstem Abdominalring. Nach der Durchschneidung zwischen Meso- und Metathorax verhält sich das Hintertier ganz wie ein normales Tier, während das isolierte Abdomen erst spät spontan zu atmen beginnt; nach dem Verhalten des Leuchtens schließt der Autor, daß sogar das isolierte erste Bauchsegment eine wenn auch unvollkommene respiratorische Tätigkeit besitzt. (Durch die Maden einer kleinen Fliege soll zuweilen die vordere Körperhälfte der Käfer total zerstört werden, während das Abdomen scheinbar ungestört fortlebt, atmet und leuchtet.) Im allgemeinen ist die Atemtätigkeit des Cephalo-Prothorax am lebhaftesten, dann folgt die Abdominalrespiration, am seltensten respiriert das Meso-Metathoraxsegment. — Unter Oel werden die Käfer bald unruhig, lassen nach und nach die im Körper befindliche Luft durch die Stigmen entweichen und verfallen in vollkommene Asphyxie; aber noch nach zweistündigem Aufenthalt können sie sich in der Luft erholen.

Das erste Paar der Bruststigmen (an der Bauchseite zwischen Pro- und Mesothorax, unter dem Sternalteil des Prothorax verborgen) besitzt zwei Chitinlippen, von denen die hintere beweglich ist; doch das Spiel dieser Klappen läßt sich am unversehrten Tiere nur am zweiten (seitlich angebrachten) Bruststigmenpaare beobachten (die vordere

Chitinlippe gehört angeblich dem Mesothorax, die hintere, bewegliche, dem Metathorax zu). Von den 7 Paaren Abdominalstigmen besitzt nur das erste (in der Seitenlinie) Oeffnungs- und Schließmuskeln, die übrigen (dorsal angebracht) nur Schließmuskeln. Wir können nicht auf HEINEMANNS ausführliche Schilderung der Verteilung des Tracheensystems und die Beziehung derselben zu den Leuchtorganen eingehen; er weist hier auf die Selbständigkeit der Tracheenversorgung des Hinterleibsorgans hin und auf die komplizierte Beschaffenheit des Muskelapparates an den betreffenden Stigmen, sowie auf das Vorkommen eines besonderen Muskels, welcher, je nachdem die Stigmen geöffnet oder geschlossen sind, entweder zur Austreibung der Luft bei der Exspiration beitragen oder dieselbe in die feinen Tracheenverzweigungen einpressen kann. Er läßt das Aufleuchten und Erlöschen der Leuchtorgane durchweg nicht durch spezifische Nerven, sondern durch die Respirationsbewegungen resp. durch Verschiebungen des Luftinhaltes der Tracheen zustande kommen. Neue Untersuchungen sind da dringend nötig, da von DUBOIS andere Angaben vorliegen. DUBOIS (65) erwähnt, daß die Prothorakalstigmen in der Regel 5—6mal in einer Minute geöffnet und geschlossen werden, aber er geht nicht auf den Mechanismus dieser Bewegungen ein (von HEINEMANN abweichend, findet er keine enge Beziehung der Tracheenventilation zum Leuchten: auch nach Zukitten der Stigmen leuchten die betreffenden Leuchtorgane).

Hydrophiliden.

Die *Hydrophilus*-Larven atmen von der Wasseroberfläche durch die endständigen Stigmen, ähnlich wie die Dytiscidenlarven (s. p. 450) und manche andere Wasserlarven.

Neuerdings hat PORTIER (254) die Stigmeneinrichtung der Hydrophilidenlarven untersucht und dieselbe abweichend von den Verhältnissen bei den Dytisciden gefunden. Bei *Hydrophilus piceus* und *Hydrobius caraboides* kommt ein Atrium vor (mit den Mündungen der zwei Haupttracheenlängsstämme), welches mittels der zwei kieferartigen (an die Froschglottis erinnernden) Gebilde verschlossen werden kann; kommt die Larve zum Wasserspiegel, so wird das untere „Kiefergebilde“ gesenkt und durch die offenen Stigmen das Tracheensystem ventiliert; beim Untertauchen kommen aus den letzteren zwei Luftblasen hervor in die Vorkammer, die dann nach partieller Entleerung sich verschließt.

PORTIER (256, 257) hat bei den Wasserkäferlarven einige Beobachtungen bezüglich der Einwirkung von „Fettkörpern“ auf die Stigmen gemacht: bei *Hydrophilus*-Larven konnte er da angeblich Aspiration durch das eine, Exspiration durch das andere Stigma beobachten, indem durch die quere Anastomose ein Luftstrom unterhalten wurde. Bei *Dytiscus*-Larven verbreitet sich ein kleiner in die prästigmatische Kammer eingeführter Oeltropfen über die Oberfläche derselben, ohne die Stigmen zu erreichen, während ein großer Tropfen, bei voller Ventilation appliziert, bis in die Tracheen eindringt: das Tier wird unruhig, läßt die Beute frei, krümmt sich, reibt den Hinterleib mit den Zangen; in der Asphyxie erbricht es den Mageninhalt; unter dem Mikroskope läßt sich in den Tracheenlängsstämmen ein „Husten“ beobachten, indem durch Exspirationsversuche das Säulchen des gefärbten Oeles hin und her verschoben wird; nachdem sich bei den Inspirationen der Fettkörper allmählich weit über der Tracheenoberfläche verbreitet

hat, wird das Tracheensystem wieder durchgängig. — Bei wiederholter Benetzung mit Oel streckt die Larve (besonders von *Cybister* und *Hydrophilus*) den Stigmenapparat weit über die Flüssigkeitsoberfläche hervor, um die Berührung desselben mit der fetten Oberfläche zu vermeiden.

Die Luftaufnahme der Hydrophiliden weicht, wie schon NITZSCH (233) hervorgehoben hatte, sehr von derjenigen der Dytisciden ab (s. p. 453). Bei Hydrophilen, die an die Oberfläche des Wassers kamen, sah er, wie die silberne Luftblase der Brustgegend bald anschwoll, bald einsank, und wie die Luft unter den Flügeldecken mit dieser Blase in Verbindung stand; denn wenn sich die Flügeldecken im Rhythmus etwas erhoben, zog sich

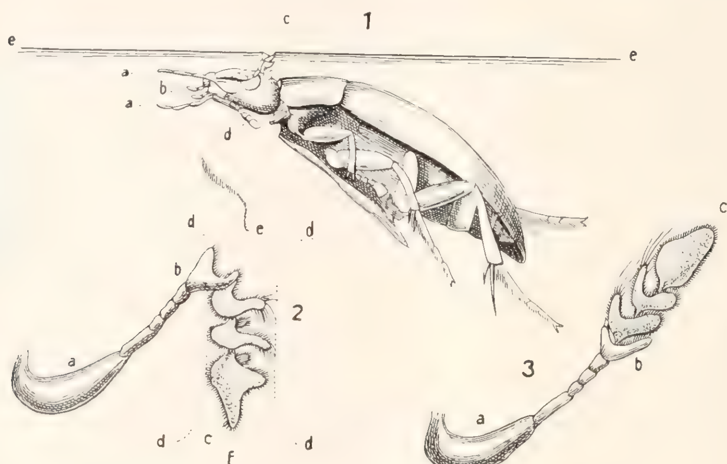


Fig. 58. Fig. 1: *Hydrophilus piceus* ♂ (nach NITZSCH, 233) atmet mit Hilfe des linken Fühlhorns an der Oberfläche des Wassers: *c* das linke mit der umgekehrten Kolbe an die Wasseroberfläche angesetzte Fühlhorn, *d* das rechte Fühlhorn. Fig. 2: Das Fühlhorn in der Richtung, die es beim Atmen hat, vergrößert; *a* das große Wurzelglied, *bc* die zurückgebogene Kolbe, *dddd* die Wände, welche das Wasser um die Kolbe her bildet, *e* das Einströmen der Luft in die durch die Kolbe gebildete Röhre, *f* der Uebergang dieser Röhre in die unten am Käfer im Wasser haftende Atmosphäre. Fig. 3: Das Fühlhorn ausgestreckt.

aus der Blase die Luft unter die Flügel und trat zurück, wenn sich dieselben wieder andrückten; nie kamen die Käfer mit dem Hinterende in die Höhe, um Luft unter die Flügel zu schöpfen. NITZSCH beschreibt die Luftbeförderung in die Tracheenmündungen folgendermaßen: An der Wasseroberfläche wendete sich *Hydrophilus piceus* ein wenig auf die Seite, bog die ersten Glieder des einen, vorher unter dem Kopfe verborgenen Fühlhorns in die Höhe, die blätterige Kolbe aber abwärts so, daß das Endglied derselben nach unten kam, wodurch gleichsam ein Leitungsröhrchen entstand, durch welches die Atmosphäre mit der am Halsschilde und der Brust festhaftenden Luftpartie in Verbindung gesetzt wurde (Fig. 58); durch Flügelbewegungen konnte der Käfer ein ordentliches Ein- und Ausströmen hervorbringen. Diese Funktion der Fühlhörner scheint die ursprüngliche Verrichtung derselben aufgehoben zu haben: die Schwimmkäfer haben die Antennen im Wasser unter den Kopf zu-

rückgeschlagen, während das lange Palpenhaar ihre Tastfunktion übernimmt; ihr Bau ist der respiratorischen Tätigkeit vollkommen angepaßt, indem die Kolbenglieder zusammen eine Rinne bilden, welche durch lange Borsten fast zur Röhre vervollständigt wird; der Käfer zieht bei der Bewegung der Kolbe einen Teil der auf seiner Unterseite befindlichen Luftblase, in welcher die Kolbe sonst liegt, als silbernes Röhrchen an die Wasseroberfläche. (Die Stielglieder der Antenne besitzen keine Haare, welche nur hinderlich sein würden, wenn die Wurzelglieder die Kolbenbewegungen dirigieren; MIALL [207] — s. weiter — findet ebenfalls, daß die basalen fünf Glieder mit Wasser benetzbar sind und nur zur Regelung der distalen behaarten Glieder dienen; unter Wasser ist die Antenne fast horizontal bogenförmig nach hinten gebeugt, zum überhängenden Prothoraxrande hin, wobei die vier distalen Glieder in der Luftkammer liegen.) In der Regel wird nur ein Fühlhorn beim Atmen gebraucht. Aehnliches läßt sich allerdings schwieriger auch bei kleinen Schwimmkäfern beobachten.

Wenn die Tiere am Aufsteigen gehindert werden, probieren sie schon tief unten, ob sie Luft über sich haben, indem sie die Antennenkolbe wie ein Silberröhrchen in die Höhe ziehen; sind sie aber wirklich an der Oberfläche, so setzen sie augenblicklich die umgekehrte Kolbe an; ohne Störung bleiben sie mehrere Minuten in dieser Lage und pumpen unaufhörlich ziemlich schnell und in gleichmäßigen Zeiträumen Luft aus und ein; gleichzeitig ziehen sich abwechselnd Kopf, Brust und Hinterleib in ihren Gelenken aus und ein, und der Hinterleib bläht sich auf und fällt wieder zusammen, als Zeichen der „inneren Respirationsbewegungen“. Zuweilen kommen eine Menge Luftblasen unter dem Seitenrande der Flügeldecken in der Gegend des dritten Fußpaars hervor; stark mit Luft beladene Käfer bemühen sich oft vergeblich, in die Tiefe zu gelangen.

v. FRICKEN (95) bestätigt fast durchweg NITZSCHS Angaben, gegenüber PÖPPIG u. a., die die Hydrophilen auf dieselbe Weise wie Dytisciden Luft aufnehmen lassen. Die ganze Brust, der erste Bauchring und ein Streifen zu beiden Seiten des Hinterleibes von *Hydrophilus aterrimus* ESCHSCH. zeigen einen Luftüberzug. Die Erneuerung der Luft an der Wasseroberfläche findet auf die von NITZSCH beschriebene Weise vermittels der gedrehten Fühlerkeule statt; die Haare der letzteren und des Vorderbrustrandes werden dabei gekreuzt und über beide, die Brust, den ersten Ring und den beiderseitigen Haarstreif des Bauches hinweg geht unter beständiger zitternder Bewegung des Körpers die Lufterneuerung vor sich. Ganz gleiches sah der Autor auch bei *Hydrophilus piceus* und *Hydrocharis caraboïdes*. Zuweilen soll der Käfer nur die Fühler in ausgestrecktem Zustande fast senkrecht zum Wasserspiegel weit in die Luft ragen lassen und dabei schaukelnde Bewegungen ausführen.

PLATEAU (247, p. 57) hat in eine Flügeldecke ein Loch gemacht und einen Teil des Flügels entfernt: auf den entblößten Tergiten sah er eine silberglänzende Luftschicht, auf jedem Stigma eine längliche, wenig hervorragende Luftblase und große Mengen von Luft auf dem freien Rande zwischen den Tergiten und den Flügeln.

MIALL (207) schildert die dorsale Luftkammer ähnlich. Der durch den ventralen Haarüberzug gehaltene Luftvorrat dehnt sich auf die lateralen Thorax- und Abdomenflächen aus, unter dem überhängenden Gewölbe des Prothorax und der Flügeldecken, und kom-

muniziert mit dem dorsalen; hinter dem Kopf und quer über den Basen der Flügeldecken kommen silberglänzende Luftgänge zum Vorschein. Die Ventilation dieser Luftreservoire soll durch Abdominalbewegungen, aber auch durch Bewegungen der Flügeldecken gefördert werden. Die Antenne dient zur Sprengung der Oberflächenschicht des Wassers. Nach übermäßiger Luftversorgung entweichen dem ventralen Luftreservoire, gewöhnlich bei jedem Herabsteigen der Deckflügel, im Bereiche der Basis des dritten Beinpaares einige Luftblasen; das durch zu viel Luft am Untertauchen gehinderte Tier entfernt oft auch durch Bewegungen der Beine einen Teil des Luftvorrates. In der Luft nehmen allerdings die Antennen keinen Anteil an den Atembewegungen. — Von diesem Luftvorrat wird auch im Cocon (für die Eier) etwas abgelagert.

Ganz ähnlich soll nach Miall *Hydrobius fuscipes* sich mit Luft versorgen, indem er die zwischen dem Kopfe und Thorax befindliche Spalte an die Wasseroberfläche bringt und höchstwahrscheinlich auch die Antenne zum Luftschöpfen verwendet (man sieht wenigstens eine ganz ähnliche Wasseroberflächeneinsenkung wie bei *Hydrophilus*). Da der Käfer im seichten Wasser lebt, kann er leicht auch die Körperunterseite an die Luft bringen, wovon er oft Gebrauch machen soll. — Nach Schmidt-Schwedt (298) wird außer bei der Gattung *Hydrophilus* bei allen anderen die Luft an der ganzen Unterseite getragen.

Der Cocon, in welchen *Hydrophilus* seine Eier verschließt, besitzt einen etwa 2 cm langen Anhang („Hörnchen"), welcher stets aus dem Wasser hervorragt. Seine Bedeutung ist nach Dahl (54) vielleicht diejenige, welche schon Miger (212) angedeutet hatte: sein poröses und glänzendes Gewebe dürfte den Eiern Luft zuführen (aber manche Autoren haben, allerdings nach Dahl ohne große Wahrscheinlichkeit, an andere Aufgaben desselben gedacht).

Von den älteren Autoren sah bei *Hydrophilus piceus* Frisch (97) nach Entfernung der Elytren respiratorische Abdominalbewegungen, und Nitzsch (233) glaubte bei der Erneuerung des Luftvorrates Verlängerungen und Verkürzungen des Abdomens wahrnehmen zu können.

Plateau (247) hat mittels graphischer Methode besonders die Exkursionen der Grenzgegend zwischen erstem und zweitem Tergit (nach Fensterung der medianen Elytrenpartie) registriert und dabei die Inspiration gedehnter und in fortschreitendem Abnehmen begriffen gefunden, die Exspiration jäh verlaufend; das gereizte Tier atmet ununterbrochen ohne Pausenbildung (bis 30mal in der Minute), in der Ruhe aber erscheinen auffällige inspiratorische Pausen (23 bis sogar nur 10 Atemzüge in der Minute, die Amplitude derselben ist weit kleiner).

Nachdem er dann gleichzeitig zwei Hebel am Dorsum des Abdomens befestigt hatte (an der Grenzgegend zwischen den zwei proximalsten Segmenten und zwischen dem dritten und vierten), glaubte er im Sinne der Angaben von Rathke (265a, p. 102) und Graber (109) eine wellenförmige Bewegung sicherstellen zu können (ähnlich wie bei bloßer Inspektion), da die beiden Hebel gerade entgegen gerichtete Exkursionen vollführten. Doch handelt es sich außer den Bewegungen der Tergite um die Totalbewegung des distalen Abschnittes des Abdomens, welches sich während der Exspiration erhebt und wiederum inspiratorisch senkt: diese zweite Bewegung wird von dem distal angebrachten Hebel registriert. Plateau hat die Oscillationen

des distalen Abdomenabschnittes durch sternal befestigte Hebelvorrichtung direkt aufgenommen.

Die Projektionsmethode hat die volle Bestätigung dieses Befundes ergeben und zugleich die Unhaltbarkeit der Ansicht erwiesen, daß das Abdomen während der Inspiration verlängert, während der Exspiration verkürzt wird, was man bei bloßer Inspektion sowie auch graphisch klar nachweisen zu können glaubt. Es handelt sich nämlich hierbei um eine Illusion, verursacht durch die Bogenbewegung des Abdomens um ein am hinteren Rande des Metathorax liegendes Zentrum. Nachdem die Spitze des Abdomens (in der Rückenlage) schonend befestigt worden war, ließ sich die Bewegung der Tergite genau analysieren: sämtliche Segmente verschieben sich gleichzeitig; in der Inspiration bildet die Grenzgegend

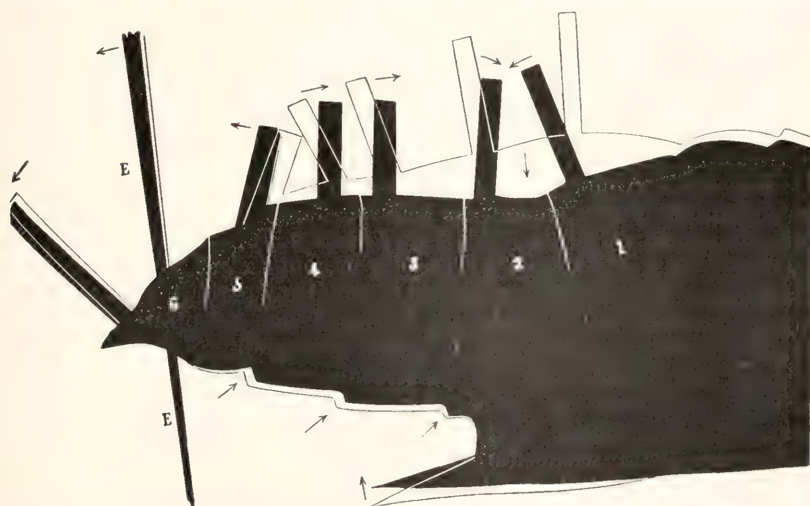


Fig. 59. Vergrößerte Silhouette des Abdomens und des distalen Thoraxabschnittes von *Hydrophilus piceus*, nach der Projektionsmethode von Plateau (247). *1—6* abdominale Segmente. Durch die Nadel *EE* wird die Hinterleibsspitze fast immobilisiert (um deren unregelmäßige Bewegungen auszuschalten). An den Tergiten *1—5* und am Ende des Abdomens sind Papierstreifchen angeklebt. Exspirationslage schwarz, Inspirationsstellung kontouriert. Die Pfeile bezeichnen die Richtung der Umrißänderung des Körpers bei der Exspiration.

des 1. und 2. Segmentes den höchsten Punkt der im ganzen konvexen Linie, bei der Exspiration senkt sie sich am tiefsten, die Tergite 2—5 sinken fast vertikal herab, am 1. sieht man eine starke Inklination nach hinten, auch am Metathorax (und Mesothorax) kann eine schwache Depression wahrgenommen werden. Camerano hat die Thoraxbewegung noch nach Entfernung des Abdomens gesehen und den entsprechenden Exspirationsmuskel entdeckt. Die Umrißlinie der longitudinalen Silhouette der abdominalen Tergite ist nach oben konkav; die an den Tergiten befestigten Zeiger geben durch ihre Neigungen kund, daß die einzelnen Segmente etwas ineinandergeschoben werden. An den Sterniten 3—5 und an dem Ausläufer des Metathorax sieht man eine kleine Erhebung (Fig. 59). Die Verkleinerung des vertikalen Durchmessers beträgt am 2. Segmente $^1/_9$—$^1/_7$. — Auf

der transversalen Silhouette des Tieres bemerkt man (mittels angebrachter Zeiger), daß die ganze tergale Abteilung eines Segmentes auf einmal fast gleichmäßig während der Exspiration herabsinkt, zugleich mit der Depression der lateralen weichen (stigmentragenden) Zone, an welcher man bei direkter Beobachtung eine Faltenbildung deutlich wahrnimmt; die Epimeren werden durch die Bewegungen der Membran, welche sie an die Tergite bindet, geneigt.

Plateau (247) gibt eine Abbildung der schon von Rathke (265 a, p. 102) bei den Coleopteren beschriebenen Muskelanordnung im Abdomen des *Hydrophilus*, an welcher man klar die fast vertikal verlaufenden Exspiratoren sieht (nach starker Abziehung der Tergite und Sternite voneinander): auf jeder Seite befindet sich ein Paar dieser Muskeln (Fig. 60) (Rathke spricht von je einem, wohl auf Grund der Befunde bei Scarabäen). Keine Inspiratoren kommen vor.

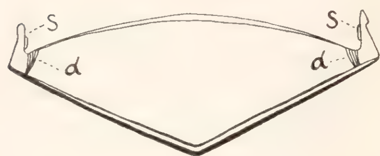


Fig. 60. Schematischer Querschnitt durch das 3. abdominale Segment von *Hydrophilus*. (Nach Plateau, 247). *a* Exspiratoren, *S* Stigmen.

Das erste Abdominalganglion ist in unmittelbarer Nachbarschaft des metathorakalen gelegen, so daß es kaum möglich erscheint, nur eines davon zu entfernen. Wird die Ganglienkette distal vom ersten Abdominalganglion durchschnitten, so werden die Atembewegungen der drei proximalen Abdominalsegmente in inspiratorischer Lage eingestellt — da nach der Paralyse der Exspiratoren die Segmente durch ihre Elastizität in diese Ruhestellung zurückkehren — während der distale Abschnitt des Abdomens in extremer Exspiration verharrt — infolge des Reizes der Durchschneidung; hierdurch entsteht ein eigentümlich verzerrtes Bild der Tergitenfläche. Nachher erscheinen distal wiederum schwache Atembewegungen, etwa 10 in einer Minute (gegenüber 18 vor der Operation), während die drei proximalen Segmente unbeweglich bleiben.

Plateau hat mit der Projektionsmethode auch den Einfluß der „ganglions cérébroïdes“ auf die Atembewegungen untersucht. Beim normalen Tiere wurden 25 Atemzüge in einer Minute gezählt, zuweilen erschienen starke Respirationen von fast doppelter Amplitude; nach der Vernichtung der Hirnganglien konnten 22 Atemzüge in einer Minute sichergestellt werden, und die Amplitude war um etwa $^1/_8$ kleiner (bei den erwähnten mächtigen Exkursionen sogar um $^1/_5$).

Ganz ähnliche Verhältnisse ergab *Hydrochares caraboides* (sofern derselbe untersucht wurde, Plateau).

Bei manchen Hydrophilidenlarven (s. Berlese, 20, u. a.) kommen (Tracheen-)Kiemen vor, so bei *Hydrochares caraboides, Pelobius* (büschelförmige Kiemen, nach Schiödte ohne Tracheen — nach Lampert, 167, hat die ausgewachsene Larve auch Stigmen, die Puppe atmet überhaupt durch Tracheen), *Hydrobius* (7 Paare Pseudobranchien und endständiges Stigmenpaar, aber bei *H. fuscipes* bildet Miall, 207, keine ab, die Larve soll nach ihm eine große Luftblase am Schwanzende herumtragen), *Berosus spinosus*. Die Larven von *Hydrobius fuscipes* sollen nach Balfour-Browne gleich nach dem Ausschlüpfen viel Luft in den Verdauungskanal aufnehmen und daran gehindert sterben (das Verzehren der Beute soll nur außerhalb des Wassers möglich sein, s. Hydrophiliden und überhaupt

SCHMIDT-SCHWEDT, 298, und WESENBERG-LUND, 359a). Siehe auch WHITTAKER (360).

Coccinelliden.

PLATEAU berichtet bei den Coccinelliden (Marienkäferchen) über die kräftigen Atembewegungen von *Coccinella septempunctata*, wo es RATHKE (265a) nicht gelungen ist, dieselben zu verfolgen. Es bestehen hier erheblich verschiedene Verhältnisse, indem eigentümliche Thoraxoscillationen während der abdominalen Atembewegungen vorkommen; an den letzteren fällt eine merkliche mediale und zwei seitliche Depressionen der Tergite auf, so daß eine median gelegene Rinne (am 2.—6. Segmente) erscheint: die dieselbe begrenzenden Erhebungen messen bei der Exspiration etwa um $^1/_9$ des inspiratorischen Durchmessers mehr; zugleich wird das Abdomen etwas verlängert ($^1/_{25}$); die stigmentragende laterale Partie bleibt hervorgewölbt und ändert nur den Grad ihrer Schiefstellung. Gegenüber der raschen, in allen Segmenten synchronen Exspiration besitzt die Inspiration einen wellenartigen Charakter. Die Exspiratoren inserieren an den Tergiten etwas höher als bei den übrigen Coleopteren; diesem Zustande und der außerordentlich beweglichen medialen Verbindung der Tergite schreibt PLATEAU die Entstehung der abweichenden Tergitenbewegung zu.

Tenebrioniden.

Ueber Tenebrioniden liegen ebenfalls nur Angaben von PLATEAU (247) vor, welcher sich nach RATHKE mit *Tenebrio molitor* beschäftigt hatte. Man kann diesen Käfer inbezug auf den Charakter der Atembewegungen in die Gruppe der Carabiden stellen; im Verhältnis sind die Atemexkursionen größer, es kommen auch heftige nicht-respiratorische Hinterleibsoscillationen vor.

Cerambyciden.

RATHKE (265a) hat *Cerambyx* untersucht. — Bei *Clytus arietis* gibt PLATEAU (247) eine in mancher Hinsicht an *Coccinella* erinnernde Beschreibung der Atembewegungen an; sie sind im ganzen gering ($^1/_{18}$), bei der Exspiration wird am 1. bis 4. Segmente eine mediane Rinne gebildet, während die lateralen Partien der Tergite herabfallen; er führt die Erscheinung auf die bedeutende Beweglichkeit der Tergite in der medianen Linie zurück.

Chrysomeliden.

Die Atembewegungen von einigen Chrysomeliden haben RATHKE (265a) und PLATEAU (247) untersucht: *Chrysomela staphylea, Donacia simplex, Crioceris merdigera; Crioceris* weist die größten (bis $^1/_{11}$ im Bereiche des 3. Segmentes), *Chrysomela* die kleinsten ($^1/_{30}$) Exkursionen auf; bei *Donacia* sind sie langsam, bei *Crioceris* ziemlich rasch. Die exspiratorische Tergitendepression ist besonders am 1. und 2. Segment auffällig; bei *Donacia* und *Crioceris* tritt auch ein merkliches Ineinanderschieben der Tergite, sowie ein Voneinanderentfernen der Sternite 4—7 hervor.

Zwei Unterfamilien, Donaciinae und Galerucinae, haben wasserlebende Arten.

Die Larve von *Donacia crassipes* (Schilfkäfer) entnimmt den nötigen Sauerstoff, ohne zur Wasseroberfläche zu steigen, den intercellulären Luftgängen

der Pflanzen, von denen sie sich ernährt (insbesondere Nymphaceen), indem sie mit ihren dornförmigen Anhängen das Pflanzengewebe anschneidet. SIEBOLD (1859) hat die an der Basis der Hinterleibshaken von *Donacia linearis* befindlichen Stigmen beschrieben (aber schon KÖLLIKER hat nach BÖVING [29] die Beziehung des Hakens zur Respiration hervorgehoben [1842]). Nach SCHMIDT-SCHWEDT (297) sind die beiden Haken des Abdomens von *D. crassipes* als „Atemröhren" tätig: sie sollen in die Luftgänge der Nährpflanze eingeschoben werden und führen auf diese Weise das viel Sauerstoff enthaltende Gasgemisch den Körpertracheen zu; das Offensein dieser „Atemröhren" hat er allerdings nur vermutet, nicht nachgewiesen. DEWITZ (60) meint, ähnlich wie SIEBOLD, daß eigentlich das Stigma an der Basis der als Bohrwerkzeuge tätigen Hinterleibshaken (*Haemonia equiseti*) der Luftgewinnung dient. SCHMIDT-SCHWEDT (299) hat später die Existenz dieses Stigmas anerkannt, aber nur als „Ausatmungs"-Organ, während die Anhänge je einen doppelten Spalt zum „Einatmen" besitzen und die Luft in dorsale und weiter in ventrale Räume und in das Tracheensystem befördern sollen (allerdings konnte er keine Kommunikation zwischen den letzteren auffinden). SANDERSON (292) bezweifelt das Offensein der Anhänge, läßt sie aber die Lufträume durch „Osmosis" ventilieren; die dorsalen Lufträume sollen mit den ventralen kommunizieren. MACGILLIVRAY (189) hat neuerdings keine Kommunikation auffinden können und erklärt, auf welche Weise der Anschein einer solchen entstanden war. Die starken Kaudalborsten, durch kräftige Muskeln bewegt, sind nur Auswüchse der Körperwand, deren Aufgabe darin besteht, das Pflanzengewebe aufzuschließen: die Luft verbreitet sich dann längs ihrer Oberfläche bis zur Basis derselben, wo sich die Luftlöcher befinden. Die Nahrungsaufnahme ist bei den Larven zugleich mit Erschließung der Sauerstoffquelle verbunden. Bezüglich der Anordnung der Lufträume und des Tracheensystems verweise ich auf seine detaillierte Schilderung, vorwiegend der Verhältnisse bei *Donacia palmata* (außerdem auch *D. cincticornis, subtilis, porosicollis, aequalis, emarginata* — auf *Nymphaea adrena, Sparganium androcladium, Sagittaria latifolia* und *rigida, Potamogeton*). Es verdient aber besonders hervorgehoben zu werden, daß der Autor auf Grund der ovalen Form der longitudinalen Tracheenlängsstämme (der lange Durchmesser ist bis achtmal größer als der kleine), der Beschaffenheit der Tänidien (dieselben sind lang, dick und in parallelen Reihen an den beiden Tracheenflächen angeordnet), und wahrscheinlich auch auf Grund des Vorkommens von starken Muskelansätzen dieselben für Luftreservoire hält, die zu stark ausgedehnt werden können und einen Luftvorrat für die Perioden zwischen den Ventilationsphasen aufbewahren.

BÖVING (29) kehrt auf Grund von morphologischen Untersuchungen wiederum zu der von SCHMIDT-SCHWEDT angeführten Ansicht über die spirakelartige Natur der abdominalen Anhänge zurück, ja er nimmt auch wiederum des letzteren Hypothese auf, daß durch die lufterfüllten Kanäle dieser Anhänge die sauerstoffreiche Luft aus dem Pflanzengewebe in das Tracheensystem der Larve geleitet wird (er muß allerdings anerkennen, daß es sich da um wiederholte Diffusion durch zarte Scheidewände handelt); die Ausatmung soll aber durch die oben erwähnten Stigmen zustande kommen, und zwar periodisch als explosionsartiges Auspressen der Atemluft aus dem Tracheensystem, hervorgebracht durch Kontraktionen der Körperwände: der daselbst angebrachte Stigmenapparat soll diese Ausatmungen regulieren (bezüglich der Einzelheiten verweisen wir auf die sehr ausführliche Arbeit). BÖVING findet weiter bei den dänischen Donaciinenlarven keine Andeutung von Reservoirbildungen (s. oben MACGILLIVRAY) an den Tracheen. Ohne besondere physiologische Untersuchung läßt sich da aber nichts Sicheres aussagen. — Beim Abschlusse unseres Referates ist eine eingehende Abhandlung von DEIBEL (57) erschienen, dem es wohl endgültig gelungen ist, den komplizierten Aufbau des Häkchens und des Häkchenstigmas morphologisch auf die gewöhnlichen Stigmengebilde zurückzuführen und die bisherigen oft weit voneinander abweichenden Angaben darüber zu ordnen; er

schließt sich bezüglich des Mechanismus der Tracheenventilation durchaus der Meinung von SIEBOLD und DEWITZ an, beschreibt nach seinen morphologischen Forschungsergebnissen den wahrscheinlichen Weg, den die Luft vermittels des Häkchens bis zu dem Stigma wandert, und schildert endlich seine Theorie, wie bei genügender Gasansammlung am Stigma durch die rhythmische Tätigkeit der Stigmenmuskulatur die Luft in die Trachee eingepumpt werden kann (s. das Original). Physiologische Beobachtungen, die er angestellt hatte, haben leider nur die Tatsache ergeben, daß die Tiere außerordentlich lebenszähe und von erstaunlich geringem Sauerstoffbedürfnis sind — was in uns allerdings wiederum Zweifel darüber auslöst, ob die Sauerstoffentnahme aus den Pflanzen wirklich für diese Tiere so unentbehrlich ist (im ausgekochten, völlig vor Sauerstoffzutritt geschützten Wasser wurden die Larven erst vom 12. Tage bewegungslos und waren teilweise noch am 17. Tage am Leben). Wenn es gelingt, ein Tier mit in die Pflanze eingebohrten Häkchen zu überraschen, so zieht es dieselben bei der geringsten Störung schnell heraus (obwohl das Tier sich sonst sehr träge verhält), und es läßt sich in der Gefangenschaft kein Einbohren mehr beobachten, bis das Tier etwa nach 4 Wochen abstirbt. (Schon BÖVING berichtet über die Schwierigkeit, die Larven in Gefangenschaft zu halten; sie bohren sich nicht mehr ein und leben sowohl bei Anwesenheit der Pflanze als auch im ausgekochten Wasser mit oder ohne Häkchen gleichmäßig etwa 10 Tage.) Es bleibt also — scheint mir — von der physiologischen Seite der ganze Sachverhalt bisher völlig problematisch.

Das Puppengehäuse besitzt (SIEBOLD) an der der Pflanze anliegenden Seite ein oder zwei Löcher, durch die das Innere des Kokons mit den Intercellulargängen der Pflanze sich verbinden soll. Allerdings kann der Luftinhalt auch durch Diffusion aus dem Wasser sauerstoffhaltig bleiben. (Es ist für die Oekologie der geschilderten Einrichtung die Angabe von SCHMIDT-SCHWEDT bemerkenswert, daß die sonst an den Wasserpflanzen angebrachten Wunden sich regelmäßig rasch durch Korkschichtbildung schließen, wogegen die von Donacien angenagten Wurzeln offen bleiben sollen, solange die Luft den Wassereintritt verhindert, was sichtlich zweckmäßig wäre.)

Der Donacienlarve analog verhält sich die an Schachtelhalmen lebende *Haemonia equiseti* (s. z. B. DEWITZ, 60). Von *H. appendiculata* berichtet WILLEM (366), daß sie bis zu einem Drittel des Körpers in die Pflanze (*Potamogeton lucens*) eingebohrt lebt, durch zwei „Respirationsröhrchen“ befestigt. MACGILLIVRAY (189) findet die Verhältnisse von *H. nigricornis* denjenigen von Donacien gleich (s. daselbst auch über *Galerucella nymphaeeae*). Neuerdings hat DEIBEL (57) bei Imago von *Macroplea* (= *Haemonia*) interessante Ergebnisse gewonnen, über welche schon WINTERSTEIN (s. dieses Handb., Bd. 1, 2. Hälfte, p. 116) Bericht erstattet hat; wir heben also nur hervor, daß die Tiere auch bei sonstiger Ruhe lebhafte rhythmische Bewegungen mit den Fühlern ausführen, wodurch die Gasbläschen von der Futterpflanze aufgenommen und bald in die Fühler hinein „eingesogen“ werden; nach Entfernung dieser dünnhäutigen Organe sterben die Tiere bald ab (im Gegensatze dazu besitzen die Donacien an den Fühlern keine Anpassungen zum Zwecke der Atmung). Es soll da der Blutstrom der Fühler zum Transport des Sauerstoffes in das Körperinnere dienen.

Curculioniden.

Von den Rüsselkäfern (Curculioniden) erwähnt RATHKE (265a) ganz flüchtig *Attelabus*; PLATEAU (247) sah bei *Chlorophanus viridis* starke Atemexkursionen (bis $^1/_{10}$ des vertikalen Durchmessers) besonders am 3.—5. Segmente (zugleich erheben sich etwas die Sternite 5—7); auch der Metathorax nimmt daran Anteil. Zwei oder drei ziemlich rasche Atemzüge werden durch lange inspiratorische Pausen getrennt.

Das Leben des Wasserkäfers *Phytobius hydrophilus*, welcher ähnlich wie seine Larve an *Myriophyllum spicatum* schmarotzt, hat Dufour (72) studiert. Der Käfer besitzt keine Luftschicht an der Körperoberfläche und ventiliert auch niemals sein Tracheensystem an der Wasseroberfläche; das Tier schwimmt oft gewandt im Wasser umher als ein Wassertier im eigensten Sinne des Wortes, und wenn es sich niederläßt, so werden zeitweise die mittleren, aber oft auch die übrigen Beine in rasch vibrierende Bewegung versetzt; in diesem regen Verhalten sieht der Autor ein Mittel zur Atemtätigkeit — durch die heftigen Bewegungen soll „die im Wasser enthaltene Luft ihre unsichtbaren Elemente konstant gegen den Körper hin abgeben und so der Stigmenrespiration dienen". Nach den bemerkenswerten Ergebnissen von Deibel (57) über die morphologische und physiologische Beschaffenheit der Fühler bei *Macroplea* (s. p. 471) wäre es am Platze, nachzuforschen, ob bei *Phytobius* nicht die Beine als eigentliche Atemorgane tätig sind. — S. auch bei Gyriniden.

Lamellicornier.

Von den Lamellicorniern hat schon Sorg (328 b) bei *Lucanus cervus* den gedehnteren Verlauf der Inspiration bemerkt und etwa 20—27 Atemzüge in einer Minute gezählt; *Geotrupes* haben Schenck, Hausmann, Rathke (265 a) und Packard untersucht; Straus-Durckheim beobachtete die Atembewegungen des Maikäfers (*Melolontha vulgaris*); beim untätigen, „gleichsam schlafenden" Maikäfer, dem die Flügeldecken zur Hälfte abgeschnitten wurden, bleiben nach Burmeister (36) Atembewegungen aus; sonst werden oft unregelmäßige (sowohl der Frequenz als auch der Intensität nach) Atembewegungen gesehen, die aber, wenn sich das Tier zum Fluge anschickt, regelmäßig — etwa 25 in einer Minute — werden, wobei sich der Hinterleib nach jeder Kontraktion niemals wieder so vollkommen ausdehnt wie zuvor, zugleich aber immer mehr verengt. Während des Fluges soll beim Maikäfer exspiratorische Atemeinstellung bestehen. Graber (109) hat auf die geringe Beweglichkeit der Sternite hingewiesen. — Die Beobachtung, daß der Maikäfer vor dem Abfliegen sein Tracheensystem stark ventiliert, war wohl schon längst gemacht worden.

Oryctes nasicornis vollführt nach Plateau (247) ununterbrochen nicht-respiratorische Oscillationen des Abdomens, etwa 3—5 in der Minute (Fig. 30 u. 31); auf den großen, ihnen entsprechenden Kurven werden kleinere respiratorische Wellen registriert, etwa 35 in der Minute; werden die Elytren geschont und nur ein Fensterchen daran (für den Registrationshebel) angebracht, so verkleinert sich die Amplitude der störenden Oscillationen ganz erheblich, wogegen der Atemrhythmus beschleunigt wird (49); nur bei kranken Tieren kommt verlangsamter Atemrhythmus vor.

Die Atembewegungen sind nur auf 6 proximale Segmente (von 8) beschränkt; am 3. Segmente wird der vertikale Durchmesser während der Exspiration etwa um $^1/_{10}$ verkleinert; der Thorax nimmt an den Atembewegungen keinen Anteil. Bei der rascheren Exspiration neigen sich die Tergite 1 und 2 nach hinten, 3 sinkt vertikal herab, 4—6 neigen sich beim Herabsteigen etwas nach vorn, wodurch die bei der Inspiration fast gerade Linie des Rückens konkav wird; die zentralen Partien der Tergite sinken mehr nieder als die seitlichen; die Stigmen der lateralen weichen Zone werden nach innen geneigt, ähnlich auch die Epimeren; die Länge des Ab-

domens variiert ganz unbedeutend. Die Sternite sind an den Atembewegungen unbeteiligt. Die Exspiratoren sind (im Vergleich mit *Hydrophilus* und *Dytiscus*) einfach; trotz ihrer Stärke und Länge zeigt *Oryctes* nur eine mittelgroße Verkleinerung des vertikalen Durchmessers; Inspiratoren kommen nicht vor.

Die Atembewegungen von *Onthophagus nuchicornis* verlaufen nach Plateau ähnlich wie bei *Oryctes*; aber sehr störend wirken die in der Vertikalebene stattfindenden Abdomenoscillationen, welche hier mit den eigentlichen Respirationsbewegungen fast synchron sind, so daß nur mittels der Projektionsmethode eine genaue Unterscheidung der beiden getroffen werden konnte. Von den zuweilen vorkommenden wellenartigen Bewegungen von vorn nach hinten und umgekehrt glaubt der Autor, daß sie als Bemühungen des Tieres sich zu befreien aufzufassen sind und normalerweise fehlen; zwischen zwei ähnlichen Erscheinungen läßt sich oft ganz genau eine Reihe regelmäßiger Atemzüge wahrnehmen.

Bei *Geotrupes silvaticus* (Plateau) kommen nach der Befestigung heftige Abdomenoscillationen vor; nach bloßer Elytrenfensterung sieht man oft inspiratorische Atemstillstände; auch nach der Dekapitation erscheint (nach vorübergehender Beschleunigung) der übliche Atemrhythmus.

Langendorff (175) hat an *Melolontha vulgaris*, nachdem er den Käfer mittels Kolophoniumkittes auf eine Korkplatte geklebt hatte, die Atembewegungen registriert (ein einarmiger Hebel wurde mit Wachs auf dem freigelegten Abdomen befestigt); die Tiefe sowie die Frequenz der Atembewegungen war oft sehr unregelmäßig, zuweilen haben die Atembewegungen minutenlang gefehlt. (Ueber seine Untersuchungen, die die Ateminnervation betreffen, wird weiter referiert.)

Plateau findet bei den Maikäfern außerordentliche individuelle Unterschiede des Benehmens bei graphischer Registrierung Es kommen hier gleichfalls die vertikalen Abdomenoscillationen vor, z. B. durch 12 Respirationsbewegungen getrennt, von denen ebenfalls auf die ersten je 2—3 kommen; in einigen Fällen gelang es durch Fixierung der Hinterleibsspitze diese Oscillationen auszuschließen. Die Kurven der Atemzüge sind denjenigen von *Oryctes* ähnlich, nur daß die beiden Phasen fast gleich schnell verlaufen. Nur bei „ermüdeten“ Tieren sollen (inspiratorische) Pausen vorkommen. Aber zuweilen stellt ein regelmäßig atmender Käfer seine Respirationsbewegungen plötzlich auf längere Zeit ein — und zwar immer in der Inspirationslage. Es ist nur die Exspiration ein aktiver Vorgang.

Plateau hat die Exspiratoren abgebildet (nachdem er bei Straus-Durckheim keine aufgefunden und sogar eine ganz unzutreffende Ansicht von der exspiratorischen Tätigkeit der longitudinalen Abdomenmuskeln entdeckt hatte; s. aber weiter die Angaben von Camerano): sie verlaufen zwischen den Tergiten und Sterniten wie bei manchen anderen Coleopteren, nur etwas schiefer lateral, wodurch vielleicht die merkliche Nachinnenneigung der Epimeren bei der Exspiration sich erklären läßt und nicht nur als Folge der Faltenbildung der stigmentragenden Zone (*Oryctes*).

An den Atembewegungen nimmt nach Plateau auch der Meso- und Metathorax einen kleinen Anteil (Neigung nach vorn), während die Verschiebungen des Prothorax und des Kopfes unabhängig davon erscheinen. Auch nach der Fixierung der Hinterleibs-

spitze werden kleine Verschiebungen des Meso-, Metathorax und Abdomens angetroffen (Erhebung während der Exspiration). PLATEAU glaubt nicht, daß man diesen Thoraxbewegungen eine spezielle Bedeutung für die Ventilation des Thorax zuzuschreiben braucht. — Die Tergite 3 und 4 vollführen die größten Exkursionen (bis zu $^1/_7$ des vertikalen Durchmessers dieser Segmente), 1 und 2 neigen sich zugleich etwas nach hinten, 6 und 7 etwas nach vorn (es entsteht eine dorsale Konkavität gegenüber der schwachen inspiratorischen Konvexität); gleichzeitig erfolgt starke Nachinnenneigung der drei proximalen Stigmenpaare und eine kleinere der Epimeren. Die Bewegungen sind in allen Segmenten gleichzeitig. Die Länge des Hinterleibes wird nicht geändert.

Gegenüber BURMEISTER (s. oben) hebt PLATEAU hervor, daß beim Versuche, wegzufliegen, das Abdomen des Maikäfers eine ganz auffällige Inspirationslage einnimmt; desgleichen bei *Phyllopertha horticola.*

Die von PLATEAU gegebene Darstellung der Atembewegungen von *Melolontha* scheint aber nach CAMERANOS (39, 40) Untersuchungen einer Berichtigung zu bedürfen, insofern es sich um den Anteil des Thorax an denselben handelt. Mit der gleichen Projektionsmethode wie PLATEAU hat CAMERANO sichergestellt, daß nach Entfernung des Abdomens (und Verschließung der Thoraxapertur mit nassem Papierstreifen) die Verschiebungen des Meso- und Metathorax fortschreiten, wenn auch mit etwas kleinerer Amplitude (dasselbe war auch nach der Dekapitation der Fall). Gegenüber PLATEAU, welcher den respiratorischen Thoraxbewegungen keine selbständige Bedeutung zuzusprechen geneigt ist und die Ventilation der thorakalen Stigmen für vorwiegend sekundäre Wirkung der mächtigen Abdomenbewegungen erklärt, hält also CAMERANO die Thoraxatmung für primär, obschon er anerkennt, daß die synchron erfolgenden abdominalen Exkursionen vermittels der Kompression der Eingeweide die Entleerung von Respirationsluft aus den thorakalen Stigmen fördern. Während PLATEAU über selbständige thorakale Atemmuskeln keine Angabe macht, beschreibt CAMERANO in voller Uebereinstimmung mit STRAUS-DURCKHEIM bei *Melolontha vulgaris, M. hippocastani, Polyphylla fullo* metathorakale Exspirationsmuskeln (PLATEAU hat im Werke STRAUS-DURCKHEIMS die betreffende Stelle übersehen). Aehnliches gibt CAMERANO auch für *Hydrophilus, Carabus* und *Dytiscus* an.

Von den Cetonien hat PLATEAU bei *Trichius abdominalis* nur geringe Atemexkursionen bemerkt ($^1/_{20}$ des vertikalen Durchmessers), der Metathorax soll an denselben keinen Anteil nehmen.

Die Verschmelzung der einzelnen Ganglien ist bei der Mehrzahl der Lamellicornier weit vorgeschritten. PLATEAU findet (p. 78) bei *Oryctes* die Hirnganglienmasse, Unterschlundganglienmasse, eine prothorakale Masse und eine mesothorakale, in die auch das metathorakale Ganglion und die sämtlichen abdominalen Ganglien inbegriffen sind. Nach der Dekapitation (durch die auch die Unterschlundganglien entfernt werden) wird der Atemrhythmus und auch die Oscillation des Abdomens zuerst fast normal fortgesetzt, nachher etwas abgeschwächt. Mechanische Reizung (Nadelstich) der Hirnganglien hat eine Beschleunigung des Atemrhythmus (von 38 auf 58 in der Minute) hervorgerufen. Auch nach Vernichtung der prothorakalen Ganglienmasse stieg die Zahl der Atembe-

wegungen (von 61 auf 78) an; nach der Durchschneidung der Kommissuren zum mesothorakalen Ganglienkomplexe kann man noch Atembewegungen sehen. Durch mechanische Reizung des Ganglion kann Beschleunigung des Atemrhythmus, aber auch exspiratorischer Atemstillstand als Reizeffekt erhalten werden; auch schwache Atemzüge in fast exspiratorischer Lage kommen während der Erholung zum Vorschein. Nach querer Durchschneidung der mesothorakalen Ganglienmasse wurde Atemstillstand in Inspirationslage beobachtet (als Folge der Paralyse der Atemmuskulatur, d. h. der Exspiratoren). Werden die von der mesothorakalen Nervenmasse distal hinziehenden Nerven durchtrennt, so kommt Lähmung der respiratorischen Bewegungen zustande (Unbeweglichkeit in der Inspirationslage), aber die Totaloscillationen des Abdomens im metathorakal-abdominalen Gelenke werden fortgesetzt.

Langendorff (175) hat besonders den frequenzsteigernden Einfluß der Wärme hervorgehoben; in der Kälte werden lange Atempausen verzeichnet. Gegenüber Milne-Edwards' Angaben über das Verschließen der Stigmen der Insekten bei Einwirkung reizender Dämpfe berichtet er, daß Zigarrendampf beim Maikäfer eine Vermehrung, dann Vertiefung der Atemzüge hervorruft, es tauchen auch aktive (exspiratorische) Stillstände auf, endlich erscheint oft gänzliche Einstellung der Atmung in der Ruhelage (es kann aber wiederum ein sich immer mehr vertiefender Atemrhythmus einsetzen). Durch Chloroform wurde zuerst gänzlicher Atemstillstand hervorgebracht, dann erschien periodische Atmung (Gruppen von 3—6 tiefen Atemzügen ungefähr in je einer Minute). — Das Abschneiden des Kopfes führt zu großem Blutverluste, aber nach Abreißen des Kopfes ist derselbe unbedeutend, und da erscheint bald ein kräftiger Atemrhythmus wieder (oft von normaler Frequenz, bis über eine Stunde: durch Wärme wurde starke Beschleunigung hervorgebracht). Noch nach Entfernung des ersten Brustringes ist es gelungen, Atembewegungen zu beobachten.

Bei *Lucanus cervus* (Hirschkäfer), *Melolontha vulgaris* (Maikäfer) und *Oryctes nasicornis* (Babák und Foustka, 7) vollführt die Tergitenfläche des freien Tieres (nach Entfernung der Flügeldecken und Flügel) auffallende peristaltische (s. oben Plateau) Bewegungen: die Bewegung schreitet 12—18mal in einer Minute von vorn nach hinten fort, wobei besonders die distalen Abdominalsegmente energische Exkursionen aufweisen. Zuweilen treten apnoische Intervalle auf. Bei Wasserstoffdurchleitung erscheint zuerst Unruhe, wobei anfangs noch anscheinend normale Atembewegungen andauern, plötzlich sinkt der Käfer um, legt die Beine unter dem Bauch zusammen und ist unbeweglich. In den ersten zwei Minuten zählt man 110—120, in den weiteren zwei 140—180 kleine Exkursionen der proximalen Segmente, dann werden dieselben krampfartig und selten. In der Luft erscheinen zwischen Zuckungen der proximalen Segmente zuerst nur vereinzelte typische, peristaltische Atembewegungen, von denen in der 3. und 4. Minute schon 4—6 vorkommen bei Seltenerwerden der Zuckungen, in der 5. und 6. schon 8—10, dann 12; die Bewegungen der Antennen und Beine erscheinen später. In kohlensäurehaltiger Atmosphäre sieht man langsame Atemrhythmik.

Bei *Oryctes* beobachtet man in Sauerstoffatmosphäre langandauernde apnoische Zustände, in Stickstoff oder Wasserstoff

dyspnoische Atembewegungen (registriert am fixierten Tiere, der Hebel am distalsten Segment hinten angebracht).

Die „Engerlinge“, raupenähnliche Larven der Lamellicornier, versorgen nach PALMÉN (240) durch ein großes prothorakales Stigmenpaar, ähnlich wie die Raupen, den ganzen Thorax (bei vollkommenen Insekten kommt dasselbe nirgends vor).

Bei *Melolontha*-Larven findet man jederseits des Körpers neun kurze weite Tracheenstämme durch braune Platten nach außen verschlossen. BOAS (27a) bildet aber das betreffende Gebilde so ab, daß die Bulla (einfache Hautfalte, deren äußere Chitinlage besonders fest geworden ist) in die nierenförmig gestaltete Siebplatte hineinpaßt, welche von schrägen Balken als reines Cuticulargebilde gestützt ist (Fig. 61). Durch die feinen Oeffnungen der Siebplatte ist der Luftwechsel möglich, aber sonst ist der Stigmeneingang verschlossen (Fig. 62). Auch SCHIÖDTE (296) spricht von feinen Oeffnungen (durch die sich bei konservierten Tieren die Flüssigkeit aus den Tracheen in Tröpfchen durchpressen läßt); nach HANSEN (128) sind die Gitterstigmen

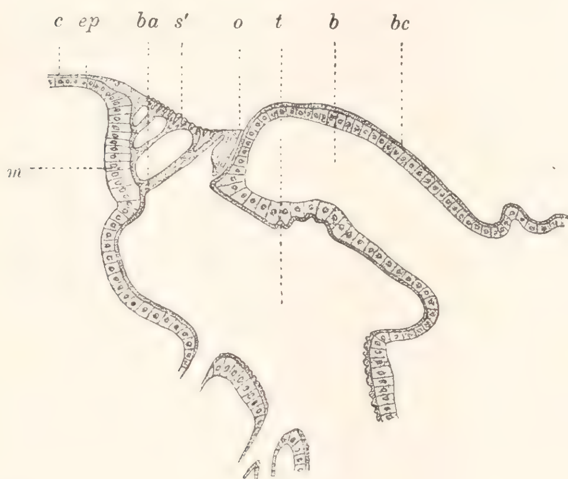


Fig. 61.

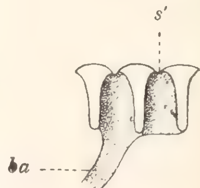


Fig. 62.

Fig. 61. Querschnitt der Stigmenplatte von *Melolontha*-Larve (nach BOAS, 27a). *b* Bulla, *bc* deren äußere Cuticula, *o* spaltförmige Stigmenöffnung (soll in der Tat fest geschlossen sein), *t* Tracheenstamm im Längsschnitt, *s'* feine Oeffnungen der Siebplatte, *ba* einer der Balken derselben, *m* Epithelpartie, welche die Siebplatte ausgeschieden hat, *ep* Epidermis, *c* Chitinlage.

Fig. 62. Stück der Siebplatte aus der Stigmenvorrichtung der *Melolontha*-Larve im Querschnitt (nach BOAS, 27a) sehr stark vergrößert, etwas schematisiert, *s'* eine von den feinen Oeffnungen der Siebplatte, *ba* einer der Balken derselben. Die Siebplatte ist von zylindrischen Höhlungen durchsetzt, welche nach außen durch sehr feine Oeffnungen münden.

von *Cetonia*- und *Sinodendron*-Larven offen. Demgegenüber behauptet MEINERT (204, 206), daß die „Spirakelplatten“ der Larven von *Oryctes*, *Dynastes*, *Melolontha*, *Dorcus*, *Sinodendron*, *Cetonia*, *Phyllopertha* völlig verschlossen sind; die betreffenden Larven sollen ein ganz unbedeutendes Atembedürfnis besitzen. Bei jeder Häutung schließt sich nach Herausziehen des alten Gebildes die auf kurze Zeit entstehende Oeffnung vollständig oder bis auf einen Spalt, das wirkliche Stigma, das aber für die Luft undurchdringlich sein soll. Die Strecken der Tracheen hinter den Spirakelplatten sollen oft mehr oder weniger mit Flüssigkeit gefüllt sein (s. die

geschlossenen Systeme p. 407). — Bei großen *Oryctes*-Larven, die einige Stunden am Eise abgekühlt plötzlich in Wasser von 28–30° C gelegt wurden, konnten wir keine Luftbläschen den Stigmen entsteigen sehen. (Im Wasser [von Zimmertemperatur] wird die Larve etwa in einer Stunde unbeweglich, reagiert aber auf Reiz durch Steifwerden, während sie nach einer weiteren halben Stunde reaktionslos und völlig erschlafft ist; durch Massage wird sie bald [in 4—5 Minuten] zu der früher erwähnten Reaktion veranlaßt. In Wasserstoffatmosphäre wird die Lähmung erst nach 3—5 Stunden hervorgebracht.) Es scheint, daß die Atmung vorwiegend durch die sehr tracheenreiche Haut (und Darmwand?) erfolgt.

Haase (119) erwähnt „Abdominalbeine" von *Melolontha*-Larven als Hilfsorgane der Atmung (Blutkiemen).

9. Hymenopteren.

Unter den Hymenopteren hat schon Rathke (265a) bei *Ophion luteus*, *Ichneumon personarius* und *Sirex gigas* gesehen, daß die unteren Schienen etwas gehoben und dann wieder gesenkt werden; nur bei sehr kräftigen Atmungen werden auch die Enden der oberen Schienen etwas einwärts gezogen, wonach sie wieder nach außen weichen. Ausdrücklich hebt er bei der Schilderung der komplizierten Längsmuskulatur von *Sirex* hervor, daß der Hinterleib behufs der Respiration nicht verkürzt und verlängert wird.

Bei *Chrysis ignita* hat Plateau (247) nach Verhinderung der starken Biegungen des Abdomens nebst vertikalen Oscillationen des Abdomens — begleitet von Aenderungen seiner Länge — als eigentliche Atembewegungen ungemein rasche Erhebungen und Senkungen von drei Sterniten beschrieben; die exspiratorische Verkleinerung des vertikalen Durchmessers betrug bis $^1/_{10}$ (dabei ändert sich die Länge des Hinterleibes gar nicht).

Sonst aber kommen unter den Hymenopteren bei den Aculeaten andere Verhältnisse vor. Hier haben schon Newport (227), Dugès (74), Girdwoyn die Atembewegungen untersucht (bei der Biene sollen je nach der Lebhaftigkeit 40—120 Atemzüge in einer Minute vorkommen, bei *Anthophora retusa* sogar 240 in einer Minute), aber vorzugsweise Rathke genaue Beschreibung derselben gegeben. Fast durchweg wird auf die abwechselnde Verlängerung und Verkürzung des Abdomens das Hauptgewicht gelegt, wobei die einzelnen Glieder ineinander und wieder auseinander geschoben werden. Wo der Hinterleib fast gerade ist (Wespen), gehen die Atembewegungen gewöhnlich in ganz gerader Richtung vor sich, bei denjenigen aber, deren Hinterleib mit seinem Ende mehr oder weniger stark nach unten herumgekrümmt ist (Hummeln, Bienen), wird der Hinterleib bei der Ausstreckung zugleich noch stärker nach unten gekrümmt. Die Verlängerung, welche in der Regel mit der Inspiration verbunden ist, soll nach Rathke mitunter — besonders wenn das Tier seinen Stachel hervorstreckt — bei starkem Herüberschieben der oberen Schienen über die unteren die Hinterleibshöhle um so viel verengern, als sie verlängert wurde, wodurch die Inspiration gehemmt wird; ja es kann vielleicht sogar dabei zur Exspiration kommen.

Bei *Vespa germanica* lassen sich die Verschiebungen der nackten Hinterleibssegmente sehr gut verfolgen: die ausgedehnten zarten Verbindungshäute erlauben sowohl ein mächtiges Ineinanderschieben

derselben, als auch die Annäherung und Entfernung der Tergite und Sternite; wegen der rudimentären Entwicklung des ersten Sternits und der geringen Beweglichkeit des zweiten Segmentes erscheinen die Atembewegungen in voller Stärke an den vier weiteren Hinterleibsgliedern, bei ruhiger Atmung sogar nur an den letzteren. Es handelt sich in erster Linie um Verkürzungen und Verlängerungen des Abdomens (Fig. 63), wobei die Verkürzung bis $^1/_9$ der Totallänge betragen kann: je mehr distal gelegene Segmente man beobachtet, um so mächtiger sind diese Verschiebungen. Bei ruhiger Atmung werden nur die Sternite 4—6 ineinander geschoben, die Tergite können etwas herabsteigen, wodurch der vertikale Hinterleibsdurchmesser etwas verkleinert wird. Bei starker Erregung des Tieres sieht man nach einem oder mehreren Atemzügen eine Biegung der Hinterleibsspitze nach unten zustande kommen, wonach wiederum das Abdomen horizontal gelegt und die eigentliche

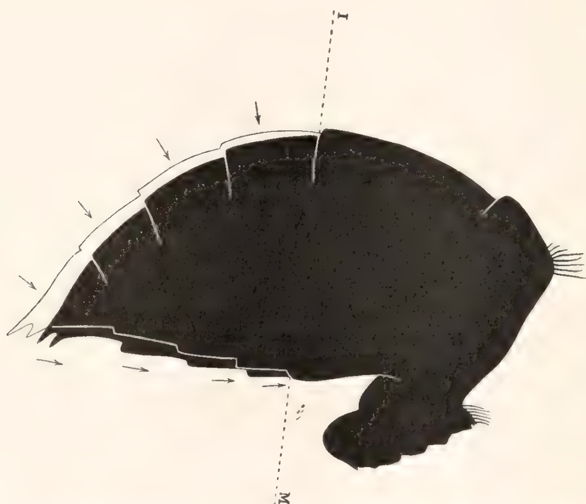


Fig. 63. Vergrößerte Silhouette des Abdomens von *Vespa germanica* während der ruhigen Atmung nach der Projektionsmethode von Plateau (247). *I M* bezeichnet das Gebiet, von dem proximalwärts (am Bilde rechts) keine Verschiebung der Körpersegmente wahrgenommen wird. Die Exspirationsstellung schwarz, die Inspirationslage kontouriert. Die Pfeile bezeichnen die Aenderung des äußeren Umrisses des Abdomens bei der Exspiration.

Atemventilation eingeleitet wird. Ein im zugedeckten Glase an der Wand herumfliegendes Tier weist nur die rasch abwechselnden Verkürzungen und Verlängerungen des Abdomens auf; Plateau folgert daraus, daß die Hinterleibsbiegungen keine respiratorische Bedeutung besitzen. Die ganz unregelmäßig vorkommenden Hinterleibsbiegungen, welche das fixierte Tier im Begriffe zu stechen ausübt, müssen durch leichte Unterstützung des zweiten Segmentes ausgeschaltet werden. — Der Thorax nimmt an den Atembewegungen keinen Anteil.

Bei *Apis mellifica* erreichen die Verkürzungen des longitudinalen Hinterleibsdurchmessers bei der Exspiration des erregten Tieres bis $^1/_8$; die Einzelheiten lassen sich aber nur am ermüdeten Tiere verfolgen. Es besteht nach Plateau eine große Uebereinstimmung mit den Ver-

hältnissen bei der Wespe; die 3 proximalen Segmente zeigen bei ruhiger Atmung nur ein leichtes Zittern, das 4. Hinterleibsglied wird nur schwach in das 3. eingeschoben und tritt wieder hervor, das 5. und 6. bewegt sich mächtig. Am unterstützten Abdomen sinken die distalen Tergite ein wenig herab, sonst scheinen sich die Sternite zu erheben und das Abdomen vermehrt bei der Inspiration seine Krümmung. Beim fliegenden Tiere ist das Abdomen gerade gestreckt, in der extremen Inspirationslage.

Bei *Bombus muscorum* und *Anthophora retusa* wird von Plateau nichts von dem Verhalten der vorhergehenden Tiere Abweichendes angegeben.

Die Atemmuskeln der Wespen hat schon Rathke, wenn auch nicht vollständig, beschrieben; Plateau gibt ihre Abbildung, sowie diejenige des *Bombus* (Fig. 64). An den proximalen Rand jedes Segmentes, welcher stark in das vorangehende eindringt, an die proximalen Ausläufer der Tergite und Sternite inserieren erheblich differenzierte Muskelzüge; Rathke hat die longitudinalen beschrieben, welche er in dorsale (*A*), ventrale (*a*) und laterale einteilt; die lateralen sind gegenüber den

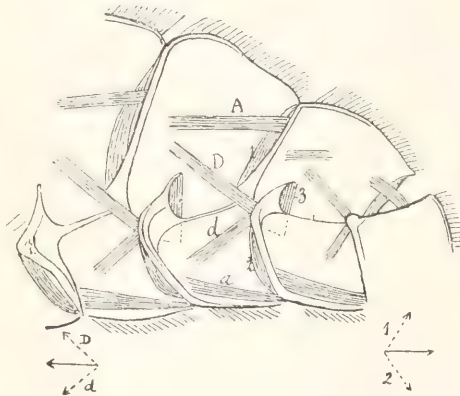


Fig. 64. Muskeln von der rechten Hälfte des Abdomens von *Bombus terrestris* ♀ (nach Plateau, 247), rechts wurde ein Segment partiell entfernt. *A*, *a* longitudinale dorsale und ventrale Muskeln, *D*, *d* schiefe (aus den longitudinalen differenzierte) Muskeln, *1*, *2* Inspiratoren (welche wahrscheinlich die Verlängerung des Abdomens in der rechts unten angegebenen Weise bedingen, während die Wirkungsweise der schiefen Muskeln *D* und *d* links unten angedeutet wird und in exspiratorischer Verkürzung des Hinterleibes bestehen soll), *3* dieser Muskel entfernt das Sternitglied von dem Tergite, vergrößert den vertikalen Durchmesser des Abdomens.

longitudinalen Muskelzügen anderer Insekten kompliziert angeordnet, indem immer ein Paar vorkommt; davon verläuft der obere Muskel (*D*) vom vorderen Ausläufer des Tergits schief nach oben proximal zum vorangehenden Tergite, der untere (*d*) rechtwinklig auf denselben vom Ausläufer des Sternits schief nach unten. Der Gesamteffekt der erwähnten Muskeln ist Ineinanderschiebung der abdominalen Segmente, Exspiration. Als Inspiratoren hat Rathke zwei Muskeln angeführt (*1*, *2*), die vom Ausläufer des Tergits nach oben und vom Ausläufer des Sternits nach unten, und zwar in einer etwas distal geneigten Richtung zum distalen Rande des vorangehenden Segmentes ziehen: ihre Resultante führt (wegen des fast vertikalen Verlaufes) zur Auseinanderziehung der Tergite und Sternite. Nebstdem erwähnt Plateau noch einen fast vertikalen Muskel (*3*) zwischen dem Tergit und Sternit desselben Segmentes, welcher durch seine Tätigkeit ein wenig den vertikalen Abdomendurchmesser vergrößern soll. Carlet (41) hat aus seinen Präparationsergebnissen ebenfalls auf Aenderungen des vertikalen Hinterleibsdurchmessers der Biene geschlossen. — Nach Janet (141 c, d), welcher auch das Muskelsystem des Abdomens bei den Ameisen, Wespen und Bienen studiert hat, kann der vertikale Durchmesser seine Größe ändern.

WOLFF hat dem sogenannten „oberen und unteren Zwerchfell“ bei den Apiden große Bedeutung für die Respiration zugeschrieben. Es sind dies zarte Membranen, durch eine Schicht quergestreifter Muskelfibrillen gebildet; dorsal vom oberen liegt das Dorsalgefäß, ventral vom unteren die Ganglienkette; zwischen den Membranen und Chitinwänden der Tergite und Sternite liegen zahlreiche Tracheenstämme oder, wie WOLFF dieselben genannt hat, „Saugröhren“: er stellt sich vor, daß die wellenartigen Kontraktionen der Zwerchfelle, die er direkt sehen konnte und die synchron mit den Atembewegungen der Abdominalsegmente erfolgen sollen, eine Aspiration der Luft aus den großen Hinterleibsreservoiren bewirken und infolgedessen eine erneute Lufteinsaugung in dieselben durch die Abdominalstigmen. Gegenüber dieser Anschauung hat schon GRABER (109) Einwände geltend gemacht; er erkennt den Diaphragmen höchstens eine Regulation der Luftzirkulation innerhalb des Tracheennetzes zu, sonst aber dem oberen Diaphragma eine Funktion betreffend die Bewegung des Körpersaftes. PLATEAU macht auf die Zartheit dieser Gebilde im Vergleiche mit den starken Atemmuskeln aufmerksam.

An *Bombus terrestris* sah PLATEAU noch $5^1/_2$ Stunden nach der Abtrennung des Abdomens 79 Atembewegungen in einer Minute in den drei distalen Hinterleibssegmenten vor sich gehen.

DÖNHOFF (64) hat bei in lauem Wasser untergetauchten Bienen „Atemnot“ gesehen („die Hinterleibsringe nähern und entfernen sich abwechselnd“), aber ohne Kopf nicht mehr (während andere „zweckmäßige“ Bewegungen solcher Tiere weiter bestehen): demzufolge glaubt der Autor, daß das Atemzentrum im Kopfe liegt.

Gegen DÖNHOFFS Ansicht über die Lokalisation des Atemzentrums der Biene im Kopfe hat schon LANGENDORFF (175) Einwendungen erhoben: nach der Dekapitation hat dieser Autor nur einen vorübergehenden Atmungsstillstand beobachtet, meistens atmet das Tier mit derselben Regelmäßigkeit und Tiefe fort wie vor der Enthauptung. DÖNHOFF hat den Fehler begangen, daß er den an (behufs dyspnoischer Atmung) untergetauchten kopflosen Bienen erfolgenden Atemstillstand, welcher aber auch am normalen Tiere zustande kommt, mit der Dekapitation in Beziehung brachte. Demgegenüber glaubt LANGENDORFF noch am isolierten Hinterleib von Wespen und *Bombus* Atembewegungen gesehen zu haben, obschon die Beobachtung durch den Rhythmus der Stachelapparatbewegungen erschwert war.

Ueber die Frequenz der Atmung hat NEWPORT (228) bei den Bienen Beobachtungen angestellt: es sollen bis 110—160 Atembewegungen in einer Minute stattfinden, in der Norm etwa 40; die kleine, ungemein regsame *Anthophora retusa* soll bis 240 Atembewegungen aufweisen. Während des Erwachens aus dem Winterschlafe sieht man zuerst schwache, unregelmäßige Kontraktionen der Abdominalsegmente, dann nur 2—3 Atembewegungen in einer Minute, allmählich tritt ein regelmäßiger, immer frequenterer Rhythmus, ja sogar ein schnellerer als beim normalen Tier auf.

Den Atemrhythmus in der Norm und während der Erstickung haben wir bei *Vespa crabro* untersucht. Während der Erregung zählten wir 100—120, in der Ruhe etwa 80, oder auch nur 60 Atembewegungen in einer Minute; ja es sind da sogar längere Atempausen vorgekommen (15 Sekunden bis über eine Minute). Wurde Wasserstoff durchgeleitet, so erschien z. B. in einem Versuche für 15 Sekunden Atemeinstellung, dann während einer Minute etwa 130 Atem-

bewegungen und plötzliche Atemlähmung sowie Lähmung des Zentralnervensystems überhaupt. Auch wenn sofort Luft eingelassen wurde, blieben die Atembewegungen fast $1^1/_2$ Minute aus, nachher machten die Beine Versuche den Körper aufzurichten, und es kamen in den folgenden 5-Sekunden-Zeitabschnitten die folgenden Atemfrequenzen zur Beobachtung: 5, 1, 3, 0, 4, 7, 6, 8, 7, 6, 6, 8, 13 (einige stärkere, größtenteils schwache), 7 (sehr starke), 11 (Gruppe von schwachen, Gruppe von starken) usw., dann etwa 50 starke in einer Minute, regelmäßig verteilt, aber das Tier lag dabei noch auf einer Seite. Noch nach längerer Zeit waren ähnliche Verhältnisse zu verzeichnen und das Tier hat sich nicht mehr erholt.

Ueber die Widerstandsfähigkeit der Ameisen gegen das Untertauchen im Wasser gibt FIELDE (91) an, daß in kaltem Wasser die Tiere ungemein lange (sicher 72 Stunden), eine geköpfte Arbeiterin von *Camponotus pennsylvanicus* 8 Tage (in der Luft 41 Tage) aushält. Wird die Ameise in eine schwach klebrige Flüssigkeit eingebettet, so soll sie nach KOLBE fast augenblicklich infolge von Erstickung sterben. S. auch DEVAUX (59) in WINTERSTEINs Abhandl., dieses Handb. Bd. I, 2, p. 117.

Die im Wasser lebenden Hymenopteren sind nach DE STEFANI PEREZ (58) folgende: 1) Proctotrupidae: *Polynema natans (Anaphes cinctus)* LUBB. (Eier von *Calopteryx virgo*), *Prestwichia aquatica* LUBB. (Eier von *Notonecta*, *Dytiscus*), *Tiphodytes (Limnodytes) gerriphagus* MARCH. (Eier von *Gerris*) und *T. (L.) setosus*. 2) Chalcididae (*Prestwichia*) nach LUBBOCK. 3) Braconidae: *Giardineia urinator* DE STEF. (*Potamogeton pectinatus* L.) und *Aphidius rhopalosiphi* DE STEF. (*Rhopalosiphon*, *Lemna minor* L.). 4) Ichneumonidae: *Agriotypus armatus* WALK. (*Silo nigricornis* P., *S. pallipes* T., *Odontocerum albicorne* S.). — *Prestwichia aquatica* schwimmt vermittels der Füße als geflügeltes Insekt (ziemlich ungeschickt) im freien Wasser umher. Das flügellose Männchen lebt ebenfalls im Wasser (LUBBOCK, 183; WILLEM, 363, 364). *Limnodytes gerriphagus* schildert eingehend MARCHAL (194) während seiner Lebensäußerungen in der Luft und im Wasser. Ueber die Atmungsweise von *Anaphes (Polynema)* sind die Ansichten nicht einig: nach LUBBOCK (s. MIALL, 207) und LAMPERT (167) atmet das Tier durch Tracheen, während nach GANIN (98) diese auch bei der Larve nicht vorkommen; als Atmungsorgane könnten die im Innern eine einfache mit Blut gefüllte Höhle enthaltenden Flügel gelten, vermittels deren das Tier im Wasser umherschwimmt; nach LUBBOCK kann das Tier ganze Stunden unter Wasser beobachtet werden ohne irgendwelche Anzeichen von Unbehagen. — Um aus der Luft in das Wasser einzudringen, müssen die Wasserhymenopteren mit sichtlicher Anstrengung (den Kopf voran, am besten längs einer Wasserpflanze) die Oberflächenschicht des Wassers sprengen, auch in umgekehrter Richtung müssen sie eine gewisse Kraft entwickeln.

Das flache, bis 3 cm lange Band der Puppe von *Agriotypus* (die Eier werden in Phryganeenlarven gelegt) könnte nach G. W. MÜLLER (LAMPERT, 167) der Luftzufuhr während der langen Puppenruhe dienen, denn nach Abschneiden desselben geht die Mehrzahl der Tiere zugrunde. KLAPÁLEK (154) berichtet über das Wandern des Weibchens von *Agriotypus* unter Wasser; es ist mit einer Luftschicht umgeben und wurde bis in einer Tiefe von 3 dm gesehen. — Eben ausgeschlüpfte Imagines von *Anagrus brocheri* W. A. SCH. bewegen sich nach BROCHER (32) munter unter dem Wasser (aber nicht vermittels der Flügel), dasselbe gilt von *Litus cynipseus* HALID.; diese sind zuerst mit Wasser benetzbar, aber einmal an die Luft gekommen, werden sie nicht mehr mit Wasser benetzt. Eine angeblich zu den Diapriinen gehörige Wespe bewegt sich im Wasser frei (die Hinterbeine dienen als Schwimmorgane) und hält bis zu 24 Stunden ohne Schädigung im Wasser aus.

PALMÉN (240) führt nach RATZEBURG an, daß die Braconiden und Ichneumoniden zuerst keine lufterfüllten Tracheen aufweisen und auch später keine Stigmen haben, und daß eine sackartige Blase an der Hinterleibsspitze der Respiration dient; die Puppe hat geöffnete Stigmen.

Von den parasitischen Hymenopteren führen wir einige Angaben bezüglich der Respiration an: *Apanteles glomeratus* besitzt als Larve (SEURAT, 307, 308) zuerst keine, dann mit Flüssigkeit, endlich mit Luft gefüllte, aber nach außen völlig geschlossene Tracheen: es sind aber auf der ganzen Körperoberfläche feine Luftröhrchen verbreitet, die den Gaswechsel mit den Körperflüssigkeiten des Wirtes besorgen; was die „vésicule anale“ betrifft, so spricht der Autor ihr bei den jungen Larven eine respiratorische Bedeutung zu, aber nachdem das Tracheensystem sich entwickelt hat, soll dieses (verhältnismäßig schon minder auffällige) Gebilde vielleicht der Lokomotion im Inneren des Wirtes dienen. Beim Verlassen des Wirtes öffnen sich die Stigmen (am Mesothorax und an den 7 ersten Abdominalsegmenten). Aehnliche Verhältnisse herrschen bei *Aphidius fabarum*. Demgegenüber weisen die außen parasitierenden Braconidenlarven (*Doryctes gallicus, Coeloïdes* [*Atanycolus*] *Neesi*) 9 Paar offene Stigmen auf. Der Schwanzanhang des Ichneumoniden *Mesochorus vittator* dient nicht der Respiration (RATZEBURG, 266), sondern der Fortbewegung; die Entwicklung des Tracheensystems gleicht derjenigen der Braconiden, auch bei *Anilasta ebenina, Hemiteles fulvipes*. Auch bei den Chalcididen berichtet SEURAT von einem ähnlichen Verhalten: die Larven der inneren Parasiten (*Diplolepis microgastri, Encyrtus*) haben ein geschlossenes, diejenigen der äußeren Parasiten (*Torymus propinquus*) ein offenes Tracheensystem (es soll sich am Grunde der trichterförmigen Stigmenräume „un petit clapet circulaire“ befinden, „qui peut se rabattre sur l'orifice du tronc stigmatique“). Die Nymphen mit offenem Tracheensystem weisen bedeutend weniger entwickelte Hauttracheen auf als die Larven. — BERLESE (20) ist geneigt, den beweglichen kaudalen Ampullen (Fig. 65) einiger Larven von endophagen Hymenopteren eine gewisse respiratorische Tätigkeit zuzuschreiben. Nach WEISSENBERG (359) ist die Schwanzblase der Larve von *(Apanteles) Microgaster glomeratus* eigentlich der ausgestülpte Hinterdarm, der als Exkretionsapparat und zugleich als Atemorgan fungiert: bei den jüngsten Larven soll er noch nicht blasig vorgestülpt sein, sondern es ragen aus dem After nur lange Fortsätze der drüsigen Enddarmzellen heraus; als eine Art von Blutkiemen besteht er auch noch in den älteren Larven und wird endlich in den Hinterleib eingezogen. Das gleiche gilt von den Larven *Macrocentrus*, wo die Tracheen schon früh mit Luft sich füllen, während bei *Limneria* keine Ausstülpung sich vorfindet. Neuerdings hat ROUSSEAU (288) zwei neue Wasserhymenopteren beschrieben: *Dacnusa Rousseaui* und *Chorebus natator*. — Ueber wasserlebende Hymenopteren s. auch SCHENKLING (294).

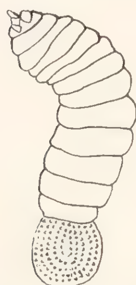


Fig. 65. Larve von *Microgaster nemorum* (RATZEBURG) mit dem ausstülpbaren Atemorgan (aus BERLESE, 20).

10. Rhynchoten.

Es sind bisher vorwiegend nur die Wasserformen erforscht worden.

Die Wasserwanzen steigen zur Wasseroberfläche, um ihr Tracheensystem zu ventilieren, wozu sie mit „Atemröhren“ ausgestattet zu sein pflegen, oder schwimmen auch, wo sich die Atemlöcher ventral befinden, mit nach oben gewendetem Bauche an der Wasser-

oberfläche. Einige Arten verlassen abends das Wasser und fliegen in der Dämmerung umher, Beute und neue Wohnstätten suchend.

Als Repräsentant der ersteren können *Nepa* (*cinerea* L., Wasserskorpion) und *Ranatra* (*linearis* L., Stabwanze) dienen, deren letztes Körpersegment zwei rinnenförmige Fortsätze aussendet, durch deren Aneinanderlegen die lange Atemröhre entsteht; das Tier sitzt lauernd nahe der Wasseroberfläche und führt durch das Rohr frische Luft unter die Flügel ein und verbrauchte wieder aus (s. weiter unten die Respirationsbewegungen). Die Atemröhre fehlt den jungen Larven und entwickelt sich erst allmählich mit den Flügeln usw. während der nacheinanderfolgenden Häutungen.

Nach Dogs (63) hat sowohl die Larve als auch die Imago 10 Paar Stigmen, die bei der Larve sämtlich offen sind, dagegen bei der Imago nur die 3 vordersten und das hinterste abdominale. Bei der Larve liegen sie in der Atemrinne, die bis zum Mesothorax reicht, und werden so mit Luft versorgt, während das vorderste Paar vielleicht nur bei der Atmung außerhalb des Wassers („oder zur Eliminierung der Kohlensäure“) dient. Im Thorax befinden sich (bei der Imago) außer den Tracheen noch 3 Paare von „Tracheenlungen“ (davon eines schon bei der Larve nach der ersten Häutung angelegt).

Bemerkenswert ist auch die respiratorische Vorrichtung der Eier (Leuckart und Korschelt, nach Lampert, p. 141): Dieselben sind bei *Nepa* mit sieben, bei *Ranatra* mit zwei fadenförmigen Anhängen an dem einen Pole des walzenförmigen Körpers versehen; da das Ei in der weichen Pflanzenmasse versenkt zu sein pflegt, ragen nur die Fäden heraus und führen durch ihr schwammiges Gewebe die Luft von außen zu dem pneumatischen Raum der Eihülle. (Auch bei den Pentatomideneiern kommen solche Fortsätze vor: nach Leuckart, Grosse und Heymons [136] sieht man am Rande einen Kranz von [bei *Palomena dissimilis*] etwa 40 Anhängen von schwammiger poröser Struktur, die nach Grosse und Heymons den Gasaustausch des Eies erleichtern sollen.)

Die Atemfortsätze sind äußerst empfindlich gegen Berührung mit der Wasseroberfläche; hält man die Tiere im verschlossenen Gefäße ohne Luftatmosphäre, so tasten sie unermüdlich an dem Deckglase herum und finden oft die winzigste Spalte, durch welche sie die Kommunikation mit der Atmosphäre herstellen. Nach Verkürzung oder Entfernung der Atemröhre wird die Oeffnung mit Genauigkeit an die Wasseroberfläche eingestellt. Nach Entfernung der Flügel schwimmt das Tier mit der Rückenfläche des Abdomens am Wasserspiegel, was wohl dadurch bedingt ist, daß die mit feinen Chitinhaaren bedeckte Oberfläche der Tergite nicht mit Wasser benetzbar ist (zwischen derselben und den Flügeln wird immer eine Luftschicht unterhalten, welche durch die Rinne der Atemröhre erneuert wird; diese Luftschicht schimmert zuweilen, wenn sie mächtiger ist oder stärker komprimiert wird, vor dem Ansatze der Hemielytren silberglänzend durch). — Wird oberhalb des Wassers Wasserstoffatmosphäre hergestellt, so ventiliert die Wanze damit ihr Tracheensystem, augenscheinlich ausgiebiger als mit der Luft; zuweilen entweichen Wasserstoffblasen unter den Flügeln; nach Entfernung der Atemröhren verblieb das Tier, nachdem es wiederholt ventiliert hatte, an der Wasseroberfläche, da wohl das Tracheensystem zu stark ausgedehnt war.

Bezüglich dieser Ventilation, die wir auch im gut durchlüfteten Wasser beobachtet haben, gibt jedoch Dogs (63) an, daß dieselbe bei

der Imago tagelang ausbleiben kann, während die Larve unbedingt ventilieren muß.

Die Nepidenlarven besitzen kurze Atemröhrchen.

Dufour hat an *Nepa cinerea* „kaum merkliche“ Respirationsbewegungen gesehen; erst Plateau (247) hat eingehender *Nepa cinerea* und dann *Pyrrhocoris apterus* untersucht, nachdem er auch bei *Ranatra*, *Corixa*, *Notonecta* u. a. ähnliche Bauverhältnisse des Abdomens sichergestellt hatte. Es bestehen hier an der Grenze der Tergite und Sternite starke laterale Ränder; die Tergitenfläche ist fast horizontal, die Sternite sind stark hervorgewölbt. Bei *Nepa* sinken die Tergite bei der Exspiration herab, besonders am 1. und 2. Segmente, die lateralen Rinnen (zwischen den Tergiten und Epimeren) werden tiefer und zugleich bewegen sich auch, allerdings schwächer, die Sternite nach unten — auf diese Weise vermindert sich der vertikale Durchmesser nur um etwa $^1/_{34}$; die Bewegung schreitet wellenförmig von vorn nach hinten. Sonst bleibt die Hinterleibslänge unverändert und der Thorax unbeweglich. Bei *Pyrrhocoris* findet nur exspiratorische Tergitensenkung, am tiefsten im 4. Segmente, und eine kleine Erhebung der Hinterleibsspitze (nicht wellenartig) statt.

Ueber die von Dogs an *Nepa* angestellten Versuche s. bei Winterstein, dieses Handb., Bd. I, 2, p. 115.

Bei gewöhnlicher Zimmertemperatur beträgt nach unseren Ermittelungen bei *Nepa* die Anzahl der Atembewegungen etwa 14 in einer Minute (12—15); am normalen Tiere scheinen sich dabei die Hemielytren (mit den Flügeln) regelmäßig abzuheben; nach Entfernung der Flügel und Hemielytren oscilliert oft das Abdomen in vertikaler Richtung (am stärksten mit der Hinterleibsspitze); ähnliche Oscillationen des Abdomens unter den Flügeln im völlig regelmäßigen Rhythmus konnten wir auch bei kranken (von Schmarotzern befallenen), am Boden des Aquariums untergetauchten Tieren sehen, nachdem die Luftschicht zwischen den Flügeln und der Abdomenfläche verschwunden war und beide sich weit voneinander entfernt hatten: es läßt sich nicht sagen, ob diesem Rhythmus irgendwelche respiratorische Bedeutung zukommt; neuerdings haben wir bei Wesenberg-Lund (359a) ähnliche Beobachtungen für Tiere erwähnt gefunden, welche verhindert waren, die Wasseroberfläche zu erreichen.

Frisch ausgeschlüpfte *Ranatra*-Larven weisen (Miall, 207) keine Atemröhrchen auf und sollen überhaupt keine Luft aufnehmen. Wir haben an gerade ausgeschlüpften sowie auch älteren Larven — nach der ersten Häutung — durchweg das Anlegen der Hinterleibsspitze resp. der Atemrinne an die Wasseroberfläche beobachtet, aber keine Atembewegungen wahrnehmen können, auch wenn die Larven lange an der Wasseroberfläche sich aufhielten; werden die Tiere hermetisch im Wasser eingeschlossen, so wiederholen sie beständig die Versuche, die Atmosphäre zu erreichen, sind höchst unruhig, wischen sich oft das Körperende mit den Hinterbeinen ab; es ist ihnen also die Luftaufnahme nötig, doch werden keine Atembewegungen vollführt — auch wenn man ein Tier zur Atmosphäre zuläßt, welches vorher lange an Berührung derselben gehindert oder auch im sauerstoffarmen Wasser eingeschlossen worden war; das Tier hält sich aber nachher sehr lange an der Wasseroberfläche. Mit unseren Beobachtungen ist Schmidt-

SCHWEDTS (298) Bericht im Einklang (nach diesem Autor zeichnen sich aber die Larven der erwachsenen Tiere dadurch aus, daß sie auf der Bauchseite offene Stigmen besitzen, zu denen die Atemrinne durch zwei an *Notonecta* erinnernde Haarrinnen geleitet werden soll).

Wird eine ganz junge Larve (etwa 7 mm) in gewöhnlich durchlüftetem oder in ausgekochtem Wasser eingeschlossen, so verliert sie z. B. schon nach 35 resp. 10 Minuten die Fähigkeit, eine normale Lage zu erhalten, nach 45 resp. 20 Minuten ist sie gelähmt (rasch mit Luft in Berührung gebracht, kann sich das Tier noch erholen). Wird Wasserstoffatmosphäre oberhalb des Wassers hergestellt, so hält sich das Tier an der Oberfläche, im Gegensatze zur Norm, zuerst nicht länger als 5 Sekunden, aber später — etwa nach 30 Minuten — verweilt sie da immer länger, endlich (40 Minuten) andauernd, doch die Bewegungen sind bald schwach und unsicher; wird die Wasserstoffatmosphäre oberhalb ausgekochten Wassers hergestellt, so hält sich das höchst beunruhigte Tier gleich lange im Wasser und an der Luft, aber schon nach 20—25 Minuten wird es matt. Man ersieht aus diesen Versuchen zugleich die Ausgiebigkeit der Hautatmung und den durch Sauerstoffmangel geweckten unwiderstehlichen Drang, die Wasseroberfläche aufzusuchen, auch wenn dort ein fremdes Gas sich befindet. — Bemerkenswert ist die Herzbeschleunigung in den Erstickungsversuchen.

Die ausgewachsenen Ranatren zeigen merkliche, aber zuweilen seltene Atembewegungen, bei 25° C etwa 20—25, doch kommen minutenlange Pausen vor.

Bei *Ranatra* soll das vorderste Stigmenpaar (Mesothorax) zur Füllung der großen Lufträume des Thorax dienen (beim Fluge), von etwa 10 Stigmenpaaren sollen diejenigen am 3.—5. Segmente des Abdomens keinen Zusammenhang mit dem Tracheensystem besitzen (BUENO, 35). DOGS (s. oben) weiß nichts von BUENOs Arbeit und schildert die Verhältnisse denjenigen bei *Nepa* gleich.

Bei *Naucoris* wird die Atemluft zu den Stigmen durch einen feinen Haarüberzug geleitet.

Die Belostomiden sind den Nepiden verwandt, aber ihre „Schwanzanhänge" sind rudimentär und die Ventilation soll vorwiegend durch das erste abdominale Stigmenpaar vermittelt werden, wohin die Luft unter den Flügeln von hinten geleitet werden soll. (S. auch BUENO, 35.) SHARP (309) macht auf die eigentümliche Form der Antennen aufmerksam, die an die Verhältnisse bei *Hydrophilus* erinnern, und fragt, ob sie nicht auch hier für respiratorische Zwecke eingerichtet wären. — Sie tragen ein ausgedehntes Luftkleid an der Unterfläche des Körpers, der Elytren und Flügel. Es wird auch auf MARTINS Angabe über lamellenartige (respiratorische?) Verlängerung des metasternalen Episternums bei Jungen hingewiesen.

Die Notonectiden (Rückenschwimmer) führen frische Luft durch haarbekleidete Rinnen den an der Unterseite des Brustrandes liegenden Stigmen zu, indem sie die Hinterleibsspitze in die Atmosphäre erheben und zugleich mittels der beiden Schwimmfüße sich an der Wasseroberfläche halten (die kleinen abdominalen Stigmen besitzen vielleicht nur sekundäre Bedeutung); da der Bauch in der Mitte scharf gekielt, an den Rändern aber aufgeworfen ist, entsteht an jeder Seite des Kieles eine flache Rinne, über welche vom Kiel und vom Rande her eine Reihe Haare sich wölben und gleichsam einen Luftzuführungskanal bilden (LAMPERT, 167; RABES, 263). Nach SCHMIDT-SCHWEDT (308) sieht man nicht selten die Hinterbeine,

Geigenbogen vergleichbar, über den Hinterleib hinfahren, um die Luft in der einen oder anderen Richtung fortzuschieben; hin und wieder klappen auch an der Oberfläche die Haarreihen auseinander. Nach COMSTOCK (52) bewirkt *Notonecta*, wenn sie mit Gewalt unter Wasser gehalten wird, daß die Luftblase am Körper hin und her wandert, und so kann sie einige Zeit ohne frische Luftzufuhr leben. DOGS (63) gibt an, daß die Haare in der Atemrinne durch besondere Muskeln zurückgeklappt und so die abdominalen Stigmen einzeln der Luft direkt zugänglich gemacht werden können. — S. auch KIRKALDY (153) und BROCHER (33); über HOPPE (137), der von einer Flügelatmung spricht, s. bei WINTERSTEIN, dieses Handb., Bd. I, 2, p. 115. Auf die eben erschienene Arbeit BAUNACKES (14a) können wir nicht mehr eingehen (gewisse Haargebilde der Nepiden werden als statische Sinnesorgane aufgefaßt).

Eine ganz andere Art der Luftaufnahme wird dagegen bei *Corixa* angetroffen, nämlich eine solche zwischen Kopf und Prothorax oder Prothorax und Mesothorax, welche Körperteile an der Wasseroberfläche auseinander gebogen werden, um Luft einzusaugen (SCHMIDT-SCHWEDT). Besonders große Luftlöcher liegen in der Gelenkhaut der Vorder- und Mittelbrust, an den Seiten der Mittelbrust und scheinbar an denen der Hinterbrust. Die ganze Unterseite des Tieres ist mit einer silberglänzenden Luftschicht bedeckt. Bei ganz jungen Larven ist das Tracheensystem gänzlich geschlossen, es besteht da Hautatmung, erleichtert durch die reiche Verzweigung der feinen Tracheen in der zarten Haut. SCHMIDT-SCHWEDT hat oft diese Larven sich mit den Hinterbeinen frisches Wasser zufächeln sehen, während sie sich mit den Mittelbeinen festhielten. Auch COMSTOCK berichtet über die mit den Beinen erzeugte Wasserströmung, wodurch die Luft unter dem Thorax „wie in einer Tracheenkieme" gereinigt wird. Nach MIALL (207) ist der Luftvorrat der Corixiden kleiner als bei *Notonecta*, so daß sie leichter ohne besondere Fixierung am Boden verbleiben können.

Neuerdings hat HAGEMANN (120) ausführlich die Atemverhältnisse bei *Corixa* untersucht. Noch im 2. Larvenstadium sind die Tracheen verschlossen; durch vergleichende Versuche ließ sich nachweisen, daß die Tiere tagelang ohne Luftzutritt leben, ältere Stadien höchstens 2 Stunden. Auch nach der zweiten Häutung kommen die Tiere, obwohl im Besitze von offenen Stigmen, noch stundenlang nicht zur Wasseroberfläche. Die Larven des 3.—5. Stadiums vollführen die Ventilation so rasch (ähnlich wie die Imago — sie dauert bei *Macrocorixa geoffroyi* $^1/_2$ Sekunde, bei kleineren Arten nur $^1/_4$ Sekunde), daß der Autor erst bei Verzögerung derselben durch Kohlensäure den Vorgang analysieren konnte: der Kopf (im 2. Stadium noch unbeweglich mit dem übrigen Körper verbunden) wird nach vorn gebogen und mehrere Male vor- und zurückbewegt; die aufgesogene Luft wird zwischen Kopf und Thorax durch Haare festgehalten, die sich am Hinterrande des ersteren befinden und in der Ruhelage bis zum Mesothorax reichen; auch der Hinterrand des Prothorax ist mit langen Haaren versehen, die sich ebenfalls dem Mesothorax eng anlegen. Von diesem Raum aus überzieht die Luft das mit Haaren reich besetzte Mesonotum und die Deckflügelanlagen, und auch die ganze ventrale Fläche ist mit Luft überzogen, die mit der Rückenluft kommuniziert; die sämtlichen Stigmen (1. am Mesothorax, 2. am Metathorax, 3.—10. am 1.—8. Abdominalsegmente) sind in dieser Luftschicht gelegen.

Die Imagines, bei denen sich auch der Prothorax vom übrigen Rumpfe absetzt, bewegen auch den Prothorax einige Male nach vorn (vielleicht ist aber die Luftaufnahme zwischen Prothorax und Mesothorax unbedeutender als hinter dem Kopfe: denn oft nehmen die Tiere die Luft nur hinter dem Kopfe auf). Nach dem Untertauchen wird vielleicht durch das plötzliche Drücken von Kopf und Prothorax gegen den übrigen Thorax die Luft in die ventrale Luftschicht gedrängt, und die Schwimmbewegungen sowie der Auftrieb der Luft werden die Luft bis an das Hinterende des Abdomens gelangen lassen. In den Stigmen 2 und 3 gelangt die Luft von dem Raume unter den Flügeln, wohin sie aus dem ventralen Luftraume

durch die Stelle zwischen dem Fortsatz des Metanotums und dem Abdomen geleitet wird.

Außerdem hat HAGEMANN den unter Wasser zustande kommenden Atembewegungen Aufmerksamkeit gewidmet (s. schon oben SCHMIDT-SCHWEDT). Mit dem mittleren Beinpaar festgeklammert, schlägt die Larve (oder Imago) mit den in der Ruhelage horizontal ausgestreckten Hinterfüßen heftig nach hinten, so daß der ganze Körper etwas nach vorn bewegt wird, ohne aber seine Unterlage zu verlassen. Diese Bewegungen fehlen in der ersten Zeit nach der Luftaufnahme: es fährt da das Tier nur bald gleichzeitig, bald abwechselnd rechts und links mit den Hinterfüßen vom Kopf oder Prothorax aus über die Deckflügel, als wollte es die unter denselben vorhandene Luft gleichmäßig verteilen. Erst später (z. B. nach 43 Minuten) erscheinen die erwähnten „Schwimmbewegungen“ und werden immer zahlreicher, bis das Tier die Oberfläche aufsucht. Ohne Zweifel findet zwischen der Luftschicht und dem Wassermedium ein Gasaustausch statt, denn *Corixa* kann freiwillig sogar $1^1/_2$ Stunde unter Wasser verbleiben. Unter einem Drahtnetz halten die Tiere in mit atmosphärischer Luft durchlüftetem Wasser 25 Stunden, in mit Kohlensäure ventiliertem nur $2^1/_2$ Stunden aus (diese letztere Versuchsanordnung ist allerdings ungeeignet, um „sauerstoffarmes“ Wasser herzustellen: es wird ein neuer Faktor — Kohlensäure — in den Versuch eingeführt — man müßte mit Stickstoff oder Wasserstoff ventilieren); in gewöhnlichem Wasser 4—5 Stunden. — (Ueber den Bau der Stigmen s. das Original.) Die Bewegungen der breiten Vorderbeine (im großen Bogen) bei den an Luftzutritt gehinderten Corixen hat WESENBERG-LUND (359a) beschrieben.

Hydrometra und *Velia* tauchen nicht willkürlich unter; *Hydrometra* steht mit allen Beinen auf dem Wasser und benutzt die mittleren zur Fortbewegung (Rudern oder Springen); ihr Haarkleid dient ihnen zur Mitnahme von Luft unter das Wasser, die aber nicht zum Atmen, sondern nur zum Trockenhalten der Körperoberfläche dient. Zuweilen ruht der Körper dem Wasserspiegel auf und die Beine rudern im Wasser. Die Larven schwimmen oft auf dem Rücken oder dem Bauche im Wasser (MEINERT, 205) umher.

Aëpophilus Bonnairei SIGN. (s. PLATEAU, 279, etwa 3 mm) wohnt in Felsenspalten, die regelmäßig überflutet werden; nach KOEHLER (155) findet man keine Luftblasen an seinem Körper, die Tracheenventilation durch die Luft ist also nur bei niedrigem Wasserstande möglich.

Ueber die ozeanischen *Halobates* und *Halobatodes*, die untertauchen können und Luftblasen zwischen den Haaren besitzen, s. z. B. bei MIALL (207), SHARP (309).

Ueber die Wasserwanzen s. auch KIRKALDY (153), MARTIN (197, 198), WHITTACKER (360).

Von den die Schaumbildung der Aphrophorinen betreffenden Arbeiten sei von den früheren Forschern FABRE (86) angeführt, der die Abdominaltasche der Schaumzikadenlarven für ein Organ zum Einfangen der Luft und zur Blasenbildung in der dem Saugapparate entströmenden Flüssigkeit hielt; ähnliches hat PORTA (252, 253) angenommen, der außerdem von Kiemenatmung der Larven in dem Schaume gesprochen hat; GRUNER (115, bei *Aphrophora* und *Philaenus*) meinte, die aus dem After entleerte Flüssigkeit werde vermittels der aus dem oder den letzten Stigmenpaaren in die Lufttasche des Abdomens ausgepreßten Luft verschaumt, indem durch die Kontraktionen der ihre seitlichen Begrenzungen bildenden Tergitwülste die fertigen Schaumkugeln aus ihr herausgedrückt werden; dabei sollen auch die Kaudalanhänge tätig sein, s. auch BRAXTON H. GUILBEAU (31). Die Lösung der ganzen Frage hat neuerdings ŠULC (324) in Beziehung zur Respirationstätigkeit gebracht. Er hat vorwiegend an Larven von *Philaenus lineatus* L., außerdem auch *P. spumarius*, *Aphrophora salicis* und *A. alni* gearbeitet. Indem sich die larvalen Flügel-

scheiden am Meso- und Metathorax und die Tergitwülste am 1.—3. Abdominalsegmente an die zugehörigen vorgewölbten Sternitpartien anlegen, weiter aber am 4. bis 9. Segmente sich mit ihren inneren Rändern über die Sternite aneinanderlegen, entsteht vorn ein doppelter, hinten ein einheitlicher Luftkanal (Fig. 66), welcher distal durch das eingezogene 10. Segment wie mit einem Pfropf verschlossen werden kann; wenn sich die Cercopidenlarven in dem Schaum aufhalten oder die Flüssigkeit verlassen, so werden die Tergitwülste durch die Tätigkeit besonderer dorsoventraler Muskelzüge angedrückt (nach dem Tode stellen sie sich aber perpendikulär zur Körperoberfläche auf); das Innere des Luftkanals ist im Gegensatze zur übrigen Oberfläche mit zahlreichen feinen Dornen bedeckt (daher das milchige Aussehen seiner Oberfläche). In den Kanal münden 10 Paare einfacher Stigmen (am Mesothorax — das geräumigste, am Metathorax und den proximalen 8 Abdominalsegmenten). Will das mit dem Kopfe nach unten im Schaume sitzende Tier sein Tracheensystem ventilieren, so kriecht es nach oben, bis es mit dem Ende des Abdomens die Atmosphäre berührt, streckt das 10. Abdominalsegment nach hinten aus und öffnet gleichzeitig im Niveau der Schaumoberfläche die hintersten Tergitwülste, so daß die

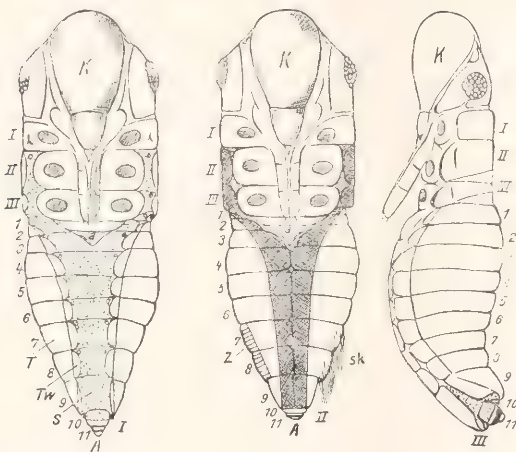


Fig. 66. Zweite Larve von *Philaenus lineatus* (nach ŠULC, 324). *I* Das tote Tier mit dem offenen (punktierten) Luftkanal und daselbst mündenden 10 Stigmenpaaren; *II* dasselbe nach Verschließung des Kanals (die Flügelscheiden und Tergallappen angedrückt, das 10. Segment eingezogen); *III* das Tier bei ruhiger Atmung (Ventilation des Luftkanals) von der Seite: der Luftkanal ist hinten offen, durch Hervorstreckung des 10. Abdominalsegmentes und Auseinandergehen der hinteren Hörner der Tergallappen des 9. Segmentes; das punktierte Eingangsgebiet des Kanals bezeichnet auch die Grenze, bis zu der die Flüssigkeit reicht.

Oeffnung des Luftkanals in die Atmosphäre mündet. In dieser Position verbleibt das Tier längere Zeit und schöpft die Luft durch Bewegungen der Sternite, etwa 72mal in einer Minute. Gereizt oder spontan den Aufenthaltsort ändernd, schließt das Tier den Luftkanal und wandert 2—3 Minuten in der Flüssigkeit. Wohl ist auch die Luft der Schaumblasen durch Diffusion mit Sauerstoff ausreichend versorgt, welchem Umstande zuzuschreiben ist, daß die Larve manchmal auch aus den größeren Luftblasen ihr Tracheensystem ventiliert. Der Autor macht auch auf die intersegmentalen muschelartigen Plättchen aufmerksam, welche zwischen dem 9. und 10. Segmente am Eingange in den Luftkanal angebracht sind und das Eindringen der viskösen Schaumflüssigkeit in das Innere des Luftkanals verhindern. — Die Schaumbildung geschieht auf die Weise, daß die aus dem After strömende Flüssigkeit bauchwärts abfließt und sich sammelt: das ruhig atmende Tier schließt auf einmal die hintere Luftkanalöffnung, taucht das Abdomenende in die Flüssigkeit, hebt es schnell wieder aus derselben und zugleich die Luftkanalöffnung öffnend, bläst es eine Luftblase in die Flüssigkeit hinein; dann wird wieder neuer Luftvorrat geschöpft, das Körperende eingetaucht usw. Etwa jede Sekunde wird eine Blase gebildet, auf die Weise, wie es schon FABRE im wesentlichen erkannt hatte. Bezüglich der schönen Untersuchungen über das Schaumbildungsvermögen der Afterflüssigkeit weisen wir

auf das Original hin (es soll sich um Spaltung des am 7. und 8. Segmente abgesonderten Wachses durch die Darmflüssigkeit handeln). Phylogenetisch läßt sich die ganze Schaumvorrichtung von den Flatidenlarven ableiten.

Das Ausschlüpfen aus den Eischalen sowie die Sprengung der alten Haut bei Häutungen soll nach BALBIANI (9) durch Luftverschlucken zustande kommen; der Autor hat die Verdauungsröhre von ausschlüpfenden *Delphax (Conomelus) limbata* FAB. mit Luftblasen gefüllt gefunden.

Ueber die Atembewegungen der Embryonen von *Palomena dissimilis* und ihre Rolle bei der Eröffnung der Eischale führt HEYMONS (136) folgendes an: innerhalb des Eies werden niemals Bewegungen des Embryos wahrgenommen, das schließliche Sprengen der Eischale scheint allein durch den Druck veranlaßt zu werden, welchen der durch die Assimilation des Nahrungsdotters und vielleicht auch durch Respirationsvorgänge sich allmählich vergrößernde Körper des jungen Tierchens allseitig auf die Eischale ausübt; hierbei wird der sogenannte Eisprenger, ein eigentümlicher chitiniger Apparat des Hinterkopfes, gegen den Deckelrand gepreßt und durch seine Spitze eine Oeffnung angelegt. Während des Ausschlüpfens kommen dann periodische ruckweise Stöße zustande, die allem Anschein nach mit den Atembewegungen korrespondieren; der Deckel wird nach und nach in die Höhe getrieben, der dorsale Thoraxteil des jungen Tieres quillt hervor, die Atembewegungen werden sehr intensiv, da durch die freigewordenen Thoraxstigmen eine Menge von Luft aufgenommen wird; es vergrößert sich das Körpervolumen immer mehr und der Körper drängt sich weiter hervor.

Bei den Rhynchoten überhaupt kommen nach SCHIÖDTE (296), HANDLIRSCH (127) u. a. (gegenüber VERHOEFF) gewöhnlich ein meso-, ein metathorakales und 8 abdominale Stigmenpaare vor. Bei den Psylliden und Aphididen kann ein, bei den Cocciden sogar alle Abdominalpaare verschlossen sein. Die Verschlußapparate der Psylliden sollen eine kleine Spalte des Stigmas offen lassen, durch welche inspiriert wird, während bei der Exspiration ein besonderer Muskel den Verschluß weit öffnen soll (WITLACZIL, 369).

Bei den Cocciden wird in der Nähe der Stigmen wachsartige Substanz ausgeschieden, welche sich zwischen den Stigmen und der Pflanze anhäuft und eine Art Luftkanal, welcher zum Stigma führt, bildet. Bei den Aleurodiden, welche so dicht auf den Zitronenblättern angepreßt leben, daß sich das Zellgewebe der letzteren auf der Unterseite der Tiere abdrückt, wird die Luft durch „Atemfalten" den Stigmen zugeführt (WOODWORTH, 370).

11. Dipteren.

Bei den Dipteren hat erst RATHKE (265a) genauere Angaben über die Respirationsbewegungen von *Tipula, Tabanus, Empis* und *Musca* mitgeteilt; KÜNKEL D'HERCULAIS (159) hat die abdominale Muskulatur beschrieben. Systematische Untersuchungen verdanken wir wiederum PLATEAU (247). Von den Nemoceren (deren Abdomenstruktur in mancher Hinsicht an Odonaten und Acrididen erinnert) beschreibt PLATEAU die Atembewegungen bei *Tipula gigantea*: im Gegensatz zu RATHKE, welcher nur von ganz schwachen Erhebungen und Senkungen der 3 oder 4 proximalen Sternite spricht, hat er fast in ganzer Länge des Hinterleibes Atembewegungen wahrgenommen; es handelt sich um Senkung der Tergite und Hebung der Sternite (Verkürzung des vertikalen Durchmessers bis $^1/_{15}$), welche unter die vorhergehenden treten; während die Segmente 1—4 exspirieren, findet an 5—9 Inspiration statt und um-

gekehrt; dabei oscilliert das Abdomen etwas, vielleicht nicht gleichzeitig mit den Atembewegungen. Die Länge des Hinterleibes bleibt konstant.

Unter den Tanystomen sind Rathke bei *Tabanus autumnalis* und Plateau bei *Tabanus bovinus* zu übereinstimmenden Ergebnissen gelangt. Die Tergite decken die nur etwas kleineren Sternite; die letzteren erheben sich bei der Exspiration, besonders ($^1/_{25}$) an der Grenze des 2. und 3. Segmentes, gleichzeitig verschieben sich die Sternite 3—5 ein wenig proximal und die Hinterleibsspitze erhebt sich ein wenig (die Tergite 2—4 schieben sich etwas ineinander); die lateralen Partien der Sternite führen größere Exkursion aus als ihre Mitte und, da die Tergitenränder sich etwas medial neigen, wird der transversale Durchmesser etwas ($^1/_{32}$) verkleinert. Aenderungen der Hinterleibslänge werden nur am gereizten Tiere angetroffen. Nebst den dorsalen und ventralen Längsmuskeln kommen individualisierte (vgl. die Musciden) Exspiratoren vor (ähnlich wie bei Coleopteren); ihre Entwicklung und ihr schiefer Verlauf in dem 2. und 3. Segmente erklären den Atemcharakter. — Zuweilen kommen inspiratorische Atemstillstände vor.

Bei den Musciden, z. B. bei *Calliphora vomitoria*, sind die Tergite außerordentlich entwickelt, so daß sie sogar größtenteils die ventrale Fläche bilden. Rathke führt in der Ruhe nur Oscillationen der kleinen Sternite an, am gereizten Tiere sollen auch die lateralen Partien der Sternite sich verschieben und das Abdomen seine Länge ändern (und zwar sich verlängern bei der Erhebung der Sternite, verkürzen und nach unten biegen bei deren Senkung). Plateau unterscheidet die bei Unruhe stattfindenden Hinterleibsbewegungen von den eigentlichen Atembewegungen; schon die ruhige Respiration weist auch kleine Veränderungen des queren Durchmessers auf; sonst aber beschreibt die Hinterleibsspitze nur einen kleinen Bogen, ohne daß die Länge des Abdomens merklich geändert würde (bei der Exspiration bewegt sich das Ende des Abdomens etwas nach oben). — Ganz ähnliche Verhältnisse obwalten bei *Lucilia caesar.*

Bei *Scatophaga stercoraria* sind die Sternite größer; es findet eine merkliche exspiratorische Erhebung der Sternite 2—5 (besonders 4 und 5) statt.

Die Anordnung der abdominalen Muskulatur ist bei *Calliphora* nach Plateau (Fig. 67) außerordentlich einfach, indem außer den dorsalen und ventralen Längsmuskeln die Exspiratoren zarte, vertikal fast ununterbrochen verlaufende Membranen bilden (dagegen sind sie bei *Tabanus* als enge dicke Stränge entwickelt).

Bei den Syrphiden verändert das Abdomen bei der Respiration sämtliche Durchmesser: bei *Eristalis tenax* (Fig. 68) gibt Plateau bei der Exspiration die Verkleinerung des vertikalen Durchmessers an ($^1/_9$ am 2. Segmente, aber gleichzeitig verkleinert sich derselbe auch in den Segmenten 3 und 4, und zwar handelt es sich um Senkung der Tergite und Hebung der Sternite); in der queren Richtung $^1/_{15}$, in der longitudinalen $^1/_{20}$ (exspiratorische Verlängerung und Biegung nach unten). Es werden zuweilen inspiratorische Pausen wahrgenommen; dann erscheinen oft heftige vertikale Oscillationen des Abdomens in toto; kleinere, aber sonst ähnliche Atembewegungen kommen bei *Syrphus Ribesii* vor (die Aenderung der Hinterleibslänge nur bei er-

regter Atmung). Die Muskelanordnung erinnert lebhaft an *Calliphora*. PLATEAU bekämpft die Ansicht von KÜNCKEL D'HERCULAIS, welcher auf Grund seiner Volucellenstudien die longitudinalen Muskeln zwischen dem 2. Abdomensegmente und dem Metathorax sowie dem 1. Abdomensegmente als Inspiratoren angesprochen hat: denn sie bewirken nur die heftigen, zuweilen während der Atemeinstellung erscheinenden Hinterleibsoscillationen, welchen keine respiratorische Bedeutung zukommt. (Die Exspiratoren PLA-

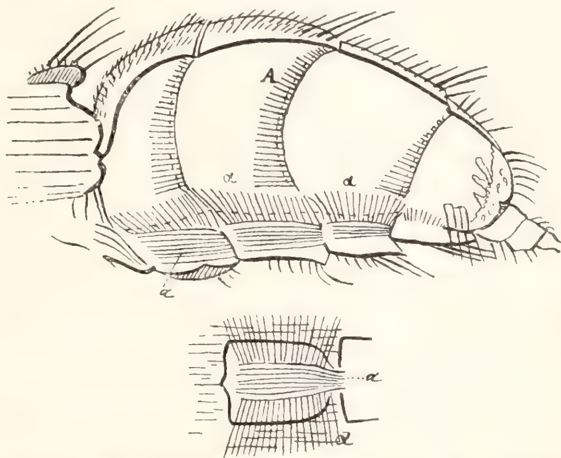


Fig. 67. Muskeln der rechten Hälfte des Abdomens von *Calliphora vomitoria* ♀ (nach PLATEAU, 247). *A*, *a* longitudinale dorsale und ventrale Muskeln, α vertikale Exspiratoren. Unten die Ansicht einer Sternalplatte mit den Muskeln.

TEAUS sollen nach KÜNCKEL D'HERCULAIS den Tracheenstamm komprimieren, in welchen sich die Stigmen öffnen, und auf diese Weise die Luftsäcke der Fliege füllen.)

Ueber einen *Asilus* berichtet PLATEAU, daß außer den regelmäßig vorkommenden Sternitenoscillationen ($^1/_{10}$ im 1. und 2. Segmente) zuweilen eine langsame wellenartige Bewegung angetroffen wird,

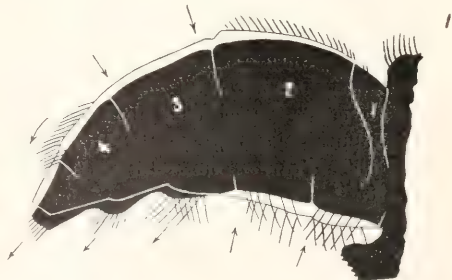


Fig. 68. Vergrößerte Silhouette des Abdomens von *Eristalis tenax*, nach der Projektionsmethode von PLATEAU (247). *1—4* abdominale Segmente, die Exspirationsstellung schwarz, die Inspirationsstellung als Kontur gezeichnet. Die Pfeile bezeichnen die Verschiebung des äußeren Umrisses des Abdomens bei der Kontraktion der Atemmuskeln (Exspiratoren).

bei der die Sternite 1 und 2 sich heben und 3 und 4 sich senken und umgekehrt. Die vertikalen Oscillationen des Abdomens sollen oft ganz regelmäßig und vom Atemrhythmus unabhängig erscheinen.

Nach STRAUS-DURCKHEIM (321) persistieren die Atembewegungen auch nach der Dekapitation der Fliege. Sonst sind mir keine

Arbeiten über die Innervationsverhältnisse der Atmung bei den Dipteren bekannt. Ueber die Atemregulation der Atmung von *Culex* s. im weiteren Babák (6).

Von den Dipteren sind zahlreiche Formen (besonders) im Larvenstadium dem Wasserleben angepaßt. (Auch die Imago einer *Tachina*, deren Larven in der Wasserraupe *Cataclysta* schmarotzen, steigt, um Eier zu legen, in das Wasser, G. W. Müller; s. auch weiter *Actora*.)

Manche wasserbewohnenden Larven der Dipteren zeichnen sich durch hinten mit offenen Stigmen endende Tracheenlängsstämme oder sogar durch tracheen- und stigmentragende „Atemröhren" aus, welche dem distalen Körperende (bei den Puppen der Rückenfläche des Vorderkörpers) entspringen und ihr Analogon in den „Atemröhren" gewisser Coleopterenlarven finden: hierher gehören z. B. *Tipula*, *Culex*, *Ptychoptera*, Tachiniden, Tabaniden, *Stratiomys*, *Eristalis* u. a.

Wir führen diese Ventilationseinrichtung besonders auf Grund der Verhältnisse bei der *Culex*-Larve an.

Dieselbe pflegt mit den schiefen, dorsal von dem vorletzten Abdominalsegmente abgehenden Fortsätzen, welche die beiden Haupttracheenstämme enthalten, den Kopf nach unten an der Wasseroberfläche aufgehängt zu sein, welche auf dieser Stelle etwas eingezogen ist; beunruhigt „purzelt" die Larve herab, um bald wieder mit langsamen seitlichen Schwimmschlägen des Körpers, das Hinterende voran, dem Wasserspiegel sich zu nähern (Lampert, 167). An der Atemröhrenöffnung ist eine ziemlich komplizierte Einrichtung angebracht: die haarförmigen Gebilde, welche sich mit Wasser nicht benetzen, werden an der Wasseroberfläche ausgebreitet und halten das Tier mittels der Oberflächenspannung aufgehängt, während das Tracheenlumen mit der Atmosphäre kommuniziert. Die beiden Tracheenlängsstämme münden durch eine einzige gemeinschaftliche Oeffnung nach außen, indem sie nach ihrem Ende zu die Spiralfadenstruktur verlieren und in feste becherartige Gebilde übergehen, die einen radiär zylindrischen Aufbau zeigen und sich proximal durch starke Einschnürungen von den Tracheen absetzen; an der Verbindungsstelle der beiden becherartigen Gebilde liegt ein starrer hohler Chitinzapfen; diese Einrichtungen sind ventral mit zwei größeren Klappen (mittels elastischer Gelenkhäute) verbunden und dorsal kommen noch drei kleinere dazu: durch Kontraktion der von dem vorletzten Leibesgliede entspringenden und das Atemrohr frei durchziehenden Muskeln (3 Paar) wird der Stigmenverschluß herbeigeführt, indem die Klappen (durch den Zug des starren Chitinzapfens sowie der Klappen selbst) pyramidenförmig zusammengelegt werden; zugleich werden die Tracheen im Innern verschlossen, indem die starren Becher auf die Einschnürungen gedrückt werden. Zwei Paar Muskeln erzeugen das strahlenartige Auseinandergehen der Klappen; das Oeffnen der Mündung wird noch durch die Elastizitätswirkung der Einschnürungen unterstützt (Raschke, 264, 265). Ueber die Bedeutung des Verschlußmechanismus des Atemsiphos wird weiter unten berichtet.

Außerdem atmet die *Culex*-Larve noch durch 4 am After angebrachte Kiemenblättchen (Fig. 69), welche durch besondere Muskeln bewegt und um die Afteröffnung zusammengelegt werden können, weiter auch durch die Haut (besonders in der Jugend) und (nach Raschke) durch den Enddarm (der letztere ist mit ein- oder mehrzelligen papillenartigen Einstülpungen ausgestattet, zu denen sich viele feine Tracheen begeben; doch läßt sich keine regelmäßige Wasserdurchströmung des Enddarmes beobachten, nicht einmal bei Sauerstoffmangel, s. weiter unsere Versuche). — Die Ausgiebigkeit der Hautatmung läßt sich abschätzen, wenn man

die Larven in reichlicher Menge sauerstoffreichen Wassers ohne Luftatmosphäre und im Wassertropfen bei Wasserstoffatmosphäre einschließt: im ersten Falle werden sie etwa in 4 Stunden, im letzteren etwa in 90 Minuten gelähmt.

Réaumur gibt an, daß bei der Annäherung der Mückenlarven an die Wasseroberfläche aus den Luftröhren Luftbläschen hervordringen können.

Die Ventilation der Tracheen der *Culex*-Larven hat unter meiner Leitung (Babák, 6) cand. med. Hepner studiert. Es konnten gar keine speziellen rhythmischen Atembewegungen während der Anheftung der Larven an der Wasseroberfläche wahrgenommen werden, auch wenn das Tier vorher längere Zeit sein Tracheensystem nicht durchlüften konnte und infolgedessen bei der endlichen Zulassung zur Atmosphäre förmlich an der Wasseroberfläche festgenagelt war und sich nicht einmal durch starke Reizung wegjagen ließ. (Eine indirekte Bedeutung für den Gaswechsel der Haut könnten vielleicht die schnellen Bewegungen der Mundanhänge besitzen, durch die ein beständiger Wasserstrom, gegen das Kopfende gerichtet, erhalten wird — aber bei Sauerstoffmangelversuchen werden

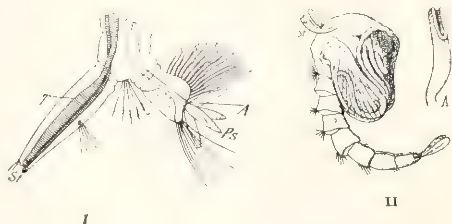


Fig. 69. I Ende des Abdomens der metapneustischen Larve von *Culex* (Raschke nach Berlese, 20). *A* Analöffnung, *R* Rectum, *Ps* Pseudobranchien, *T* Tracheen, *St* Stigma. II Propneustische Puppe von *Culex*. *St* Atemhörnchen, *A* das eine davon noch mehr vergrößert.

diese Wirbelströmungen vermißt.) Durch die Pulsationen des Rückengefäßes werden die Längsstämme ausgiebig verschoben, besonders im distalen Körperbezirke (sie werden hauptsächlich in der transversalen Richtung einander genähert und wieder voneinander entfernt, wobei die abgehenden kleineren Aeste oft heftig gezerrt werden). Ohne den komplizierten Atemsiphoverschluß vermag das Tier sein Tracheensystem nicht zu durchlüften: auch wenn die Schnittfläche des Siphostumpfes an die Wasseroberfläche gebracht wird, kommt keine ausgiebige Ventilation zustande, das Tier ist höchst unruhig und erstickt fast in gleicher Zeit, wie nach Unterbindung der Atemröhre (mittels eines Coconfadens) oder nach hermetischem Einschließen im Wasser. Wird statt der Luft eine Wasserstoffatmosphäre über der Wasseroberfläche hergestellt, so kommt die Larve ebenfalls zur Oberfläche und legt ihre Atemröhre regelmäßig an, aber es läßt sich nicht sicherstellen, ob sie wirklich ventiliert: die Klappenvorrichtung wird allerdings zeitweise verschlossen und wieder geöffnet, sogar anscheinend viel zu oft (wahrscheinlich durch Reizung der Rezeptoren durch den abnormen Kontakt mit Wasserstoff bedingt), aber es ist möglich, daß die innere Verschlußeinrichtung der Atemröhre dabei zu bleibt. Der weiter angeführte Zusammenfall der Tracheenwände spricht gegen die Annahme, daß die Larve aus der Wasserstoffatmosphäre ventiliert. — Im Wasser hermetisch eingeschlossen, öffnet

die Larve die Atemröhrenmündung auch bei Erstickung nicht. Es genügt eine ganz kleine Luftblase, um der Larve das Leben zu retten, indem wohl durch Diffusion daselbst der Sauerstoff immer erneuert wird in einer Menge, welche für das Tier ausreicht.

Schon Raschke hat angegeben, daß die *Culex*-Larve ohne Luftzutritt erst in etwa 10 Stunden verendet; und unter lückenloser Eisdecke leben sie (Eysell, 85) tagelang, durch die Haut, Kiemen (und den Darm?) atmend (allerdings werden oft große Luftblasen unter der Eisdecke ausgeschieden). Nach Jaworowsky (139) würde da insbesondere den bei Nematocerenlarven am Hinterende des letzten Körpersegmentes vorkommenden Kiemenanhängen (*Corethra plumicornis*, *Culex pipiens*, *Chironomus plumosus*, *Tanypus variegatus?*) eine Rolle zukommen; in der Höhlung dieser Gebilde soll ein netzartiges Gerüst aus kontraktilen Fibrillen bestehen, durch welches das Blut in die Leibeshöhle zurückgepreßt werden kann. Wir haben bei *Culex*-Larven keine merklichen Strömungs- oder Bewegungserscheinungen in denselben beobachtet, nicht einmal in den Erstickungsversuchen, wo doch die Reizbarkeit des Tieres heftig gesteigert und insbesondere auch die Herzpulsationen mächtig angefacht werden (s. weiter). Trotzdem aber haben die vergleichenden Versuche gezeigt, daß, da nach Entfernung dieser Kiemenorgane die Larven, hermetisch im Wasser eingeschlossen, früher erlahmen und sterben als intakte, die Gebilde wahrscheinlich doch nur eine respiratorische Bedeutung besitzen: vielleicht als Tracheenkiemen.

In reinem, durchlüftetem Wasser verlassen die *Culex*-Larven die Wasseroberfläche öfters als in sauerstoffarmem.

Während der Erstickung (nach Herstellung einer Wasserstoffatmosphäre, hermetischem Einschließen im Wasser, Unterbinden der Atemröhre oder Abschneiden des Verschlußmechanismus des Atemsiphos) kommt ungemein starke Unruhe der Larve zum Vorschein, die sich sowohl in Lokomotion, als auch in verschiedenen zuckenden Bewegungen der Körperbezirke kundgibt. Sehr oft sieht man, daß sich das Tier kreisförmig seitlich krümmt, um mit den Mundanhängen den Stigmenbezirk zu berühren oder zu reinigen. Es verdienen aber zwei Erscheinungen besondere Beachtung: die Pulsationen des Rückengefäßes steigen von etwa 60 bis auf 200 in einer Minute an (die Beschleunigung ist schon nach wenigen Minuten wahrnehmbar); dann sieht man, zugleich mit den Zuckungen des Hinterkörpers, zuckende Verschiebungen der Verdauungsröhre von hinten nach vorn, bis 24mal in einer Minute, sowie peristaltische Wellenbewegungen derselben bis 50 in einer Minute (gegenüber seltenen in der Norm). Die Tracheenlängsstämme werden bald „entleert“: sie platten sich so stark ab, daß sie bei der Ansicht von oben und von der Seite fadenförmig erscheinen (bei geeigneter Stellung des Körpers aber wie breite graue Bänder aussehen); diese „Entleerung“ geschieht nicht gleichmäßig in der ganzen Ausdehnung der Tracheenstämme, sondern rosenkranzartig, wobei die einzelnen Abschnitte nur annähernd den Abdominalsegmenten entsprechen. Nach dem Zusammenfallen der Tracheen werden diese auch im sauerstoffreichen Wasser nicht mehr gefüllt und aus der Atmosphäre nur, nachdem eine gewisse kurze Zeit verstrichen ist; aus der Wasserstoffatmosphäre überhaupt nicht. Die Füllung ist

zuerst in den proximalen Abschnitten der Tracheenlängsstämme auffällig und setzt sich dann distal fort, wobei noch längere Zeit Unregelmäßigkeiten der Weite und des Verlaufes der Tracheen zu bestehen pflegen.

Die *Culex*-Puppe (Fig. 69) hält sich an der Wasseroberfläche mittels der zwei großen, der Rückenfläche des proximalen Körperabschnittes entspringenden ohrenförmigen Anhänge; sie steigt durch schnellende Lokomotionsbewegungen in der Richtung der Längsachse des Körpers rasch herab und wieder hinauf. Diese „Prothorakalhörner" sind offene Mündungen des Tracheensystems (Hurst), dessen Stigmen (8 Paar) bis auf das erste Abdominalpaar (also 1 am Thorax, 2.—7. abdom.) geschlossen sind. Der Eintritt von Wasser in die Atemhörner soll durch dichte Haare, die der inneren Fläche entspringen, verhindert werden (Miall, 207), doch scheint es, daß schon die ganze Beschaffenheit der Ränder dieser kleinen Oeffnungen dem Wasser den Eintritt verwehrt.

Auch an der ventilierenden Puppe (Babák, 6) lassen sich (mittels des binokularen Mikroskopes) keine Atembewegungen sicherstellen. Die Atemhörner vollführen zuweilen tastende Bewegungen, besonders wenn die Puppe sich in hermetisch verschlossenem Wasser befindet oder in der Nähe einer Luftblase: diese wird dann von den Atemhörnern umschlossen und in die Tiefe (bei der Lokomotion) herabgerissen (die Puppe findet sogar kleine, am Boden des Gefäßes haftende Luftblasen auf und legt sich an dieselben mit den Atemhörnern in seitlicher Körperlage an); die Atemhörner können, besonders beim erstickenden Tiere, bis auf den Rücken gelegt werden. Mit künstlich verkürzten Atemröhren wird keine Ventilation ausgeführt, sondern nur Versuche dazu, es erscheint heftige Unruhe und endlich Erstickung. Mit einer kleinen Luftblase, deren Sauerstoffgehalt durch Diffusion ausgewechselt wird, reicht die Puppe sehr lange (z. B. bis über 24 Stunden) aus. Bei Erstickung werden die Tracheen entleert. (Ueber die Hautatmung geben die Versuche Aufschluß, bei denen die Puppen in reichlicher Menge von sauerstoffhaltigem Wasser ohne Luftzutritt und im Wassertropfen bei Wasserstoffatmosphäre eingeschlossen wurden: im ersten Falle wurden sie etwa in 2 Stunden, im letzteren in etwa 55 Minuten gelähmt.)

Bei der Imago erst erscheinen rhythmische Atembewegungen: wahrscheinlich in Beziehung zu dem starken Sauerstoffbedarf dieses Entwicklungsstadiums; es läßt sich nämlich während der Entwicklung der Mücke eine fortschreitend zunehmende Empfindlichkeit gegenüber Sauerstoffmangel sicherstellen: im Wassertropfen in der Engelmannschen Kammer, welche mit Wasserstoff gefüllt wird, wird die Larve etwa in 90 Minuten, die Puppe in 55 Minuten, die Fliege im Wasserstoffstrom in etwa 100 Sekunden gelähmt (die Erholung dauert hier bis zu 10 Minuten). Der normale Rhythmus der Atembewegungen weist Perioden von selteneren und häufigeren Atemzügen auf; bei der Erholung von der Sauerstoffmangellähmung läßt sich bequem die Aenderung desselben verfolgen: es erscheinen zuerst einige sehr feine Oscillationen, dann Pause, was sich wiederholt, mit Verkürzung der Pausen, bis ununterbrochener Rhythmus zustande kommt, mit periodischen Aenderungen der Frequenz und Amplitude der Exkursionen.

S. auch Lecaillon, Howard.

Bei *Mochlonyx*-Larven sind die Tracheen nur in den Luftsäcken stärker entwickelt, sonst rückgebildet, aber noch mit Luft gefüllt; die Atemröhre ist ebenfalls reduziert (im Vergleiche mit *Culex*, Miall); Schmidt-Schwedt hat sie niemals aus der Atmosphäre ventilieren sehen. Wesenberg-Lund (359 b) gibt an, daß die Larve lange Zeit vollständig ruhig in einer gewissen Wasserschicht sich aufhält, und zwar immer unter dem Wasserspiegel, zu dem sie niemals freiwillig aufsteigt. Bei der Puppe ist die Wasseroberfläche wie bei *Culex* der hauptsächlichste Aufenthaltsort.

Corethra (plumicornis), Simulium (tanypus) u. a., vielleicht auch *Chironomus* atmen im Larvenstadium durch die Haut; die Anlagen des Tracheensystems enthalten keinen Gasinhalt: bei *Corethra*-Larven sieht man nur zwei paarige als hydrostatische Apparate fungierende Luftblasen (über Kroghs wichtige Untersuchungen s. bei Winterstein, dieses Handb., Bd. I, 2, p. 121), welche lokale Erweiterungen der sonst mit Flüssigkeit gefüllten Tracheenstämme vorstellen und die Tiere in wagerechter Stellung erhalten; die Tiere weisen auch keine Kiemen auf und suchen nicht die Wasseroberfläche zu berühren (obwohl am letzten Abdominalsegmente eine Art Flosse aus Ruderborsten besteht, Berlese, 10). Aehnliches gilt nach Lampert auch für *Mochlonyx culiciformis*. Die Puppen von *Corethra* sind mit dorsalen (am Ende sich verengernden) Prothorakalanhängen ausgestattet; diese Tracheenkiemen sollen nach Weismann bei der Häutung mit atmosphärischer Luft gefüllt werden, welche dann weiter in das Tracheensystem vordringt; die Puppen pflegen mit ihren Atemorganen oft längere Zeit am Wasserspiegel aufgehängt zu sein und vollführen äußerst rasche, fast schwirrende Bewegungen, die als aktive Respirationen aufzufassen sind. Demgegenüber führt Palmén (240) an, daß sich bei der Häutung überhaupt keine Löcher oder Stigmen bilden, sondern daß die Tracheenkiemen sich von den Tracheenblasen und Tracheenstämmen mit sezerniertem Gas füllen (man könnte den Tracheenkiemen selbst mit großer Wahrscheinlichkeit die Fähigkeit der Sekretion von „Luft“, wohl hauptsächlich Sauerstoff, aus dem umgebenden Medium zuschreiben); weiter bezweifelt Palmén auch die Aktivität und den respiratorischen Charakter der von Weismann beschriebenen Bewegungen der *Corethra*-Puppe, sondern leitet sie von den Wasserströmungen als passive Bewegungen ab (die Tracheenkiemen sind am Körper mit dünnem Stiel befestigt). — Harper (130) hält die charakteristischen Bewegungen der Larve und Puppe nur für „overflows of energy“; es müßte also erst über ihre mögliche respiratorische Bedeutung nachgeforscht werden. Wesenberg-Lund (359 a) gibt an, daß die Puppen lotrecht wie starre Stäbe im Wasser stehen und dann und wann einen zitternden Schlag ausführen, und erst in der Reifezeit sich an der Wasseroberfläche mit ihren Atemröhren aufhängen und die Mücke freimachen. Der Autor bespricht eingehender die Anpassungsreihe *Culex, Mochlonyx*, Teich- und Seecorethren.

Die *Simulium*-Larven haben ein geschlossenes Tracheensystem; nach Miall (207) dienen wahrscheinlich die zarten Netze der Hauttracheen dem Gaswechsel. Die weißlichen durchsichtigen Kiemen der *Simulium*-Larven (*S. pictipes*) sind Fortsätze des Rectums, welche ausgestülpt werden können und zurückgezogen vollkommen im Enddarm liegen; sie bestehen aus drei Hauptlappen mit vielen fingerförmigen Fortsätzen. In den ausgestülpten Kiemen konnte Headlee (132) zwar die Blutbewegung nicht feststellen, aber auf Schnitten sind Höhlungen mit Blutflüssigkeit vorhanden. Das Ausstrecken (das nur bei Festheftung des Tieres vermittels des kaudalen Saugnapfes zustande kommt) soll durch Einströmen von Blutflüssigkeit bewirkt werden, als Folge der Kontraktion der Körpermuskulatur; das Einziehen (während der Lokomotion) geschieht mit Hilfe einer besonderen Muskelvorrichtung. Bei *Simulium damnosum* Theob. werden die rectalen Kiemen in der Ruhe breit im Wasser ausgedehnt, um sich bei Reizung rasch einzuziehen (Roubaud, 286): es handelt sich um devaginierte Wand des Kloakenbodens,

welche zu drei gefiederten Gebilden sich differenziert, von denen jedes bis 14 fingerförmige Röhrchen trägt; das ganze System wird gleichzeitig durch den gesteigerten Blutdruck hervorgestülpt, während eigene Retraktoren (im Innern inserierend) die ganze Vorrichtung einstülpen können; es handelt sich um eine Anpassung an die warmen Gewässer des tropischen Afrika. — Die Nymphen besitzen acht respiratorische „Fäden" an der Vorderbrust, die reichlich von Tracheen durchzogen sind (RABES, 263) und nach BURMEISTER sich selbsttätig atmend bewegen sollen. — S. auch JOHANNSEN (140).

Bei der Metamorphose von *Simulium* (ähnlich wie bei *Chironomus-*, *Corethra-*, *Tanypus*-Puppen, s. CAUSARD, 45, sowie auch bei Ephemeridennymphen p. 421) spielt eine große Rolle die Anhäufung von Luft unter der Puppenhaut, wohl aus den geöffneten Stigmen der Imago herrührend; bei *Simulium* hat diesen Vorgang schon vor langem VERDAT beschrieben: es soll da die Puppenhaut stark aufgebläht werden und endlich der Länge nach bersten, wobei gleichzeitig mit der hervorquellenden Luftblase das vollkommene Insekt zur Wasseroberfläche befördert wird. — CAUSARD macht auf das schlanke Hinterende der Imago aufmerksam gegenüber anderen Häutungen, bei denen das Abdomen nachher immer voluminöser ist.

Chironomus (*plumosus*) hat im Larvenstadium kleine Tracheenanlagen ohne Stigmen; dem Gaswechsel mögen vier zarte schlauchförmige Gebilde (Ausstülpungen der Leibeshöhle) an der Ventralseite des 8. Hinterleibsringes dienen, in denen lebhafter Blutstrom zu beobachten ist (SCHMIDT-SCHWEDT nach LAMPERT, SCHNEIDER, 302; MIALL spricht auch den feinen vier Gebilden am letzten Körpersegmente respiratorische Bedeutung zu); man könnte von echten (Blut-)Kiemen sprechen, um so eher, da die zirkulierende Flüssigkeit einen respiratorischen Farbstoff enthält. Etwa 2 cm große Larven besitzen dorsal am Kopfe reichverzweigte baumförmige Röhren, welche sich als Tracheenkiemen präsentieren und auch bei den Nymphen anwesend sind. Nach SCHNEIDER soll auch der Darm einen Teil der Respiration besorgen; er wird stets mit Wasser gefüllt, und zwar durch schluckende Bewegungen, welche namentlich am Oesophagus junger Larven, wenn dieselben auf der Seite liegen, deutlich zu sehen sind; durch die doppelte Wandung des Darmes ist dafür gesorgt, daß die Nahrung mit dem Atemwasser sich nicht mischt. Im sauerstoffarmen Wasser streckt die Larve das Hinterende aus der Röhre und schlägt mit demselben lebhaft herum, ja verläßt ihre Wohnstätte und schwimmt unbeholfen herum (LAMPERT). Nach MIALL pflegt die Larve oft zur Wasseroberfläche aufzusteigen, als ob sie sauerstoffreicheres Wasser aufsuchte.

Wir haben wiederholt Untersuchungen über die respiratorische Bedeutung der rhythmischen schlängelnden Körperbewegungen angestellt. Bei frei gefangenen *Chironomus*-Larven (sp.?), die wir auch frei am Boden eines gläsernen Gefäßes in ihrem gewöhnlichen Wasser beobachtet haben, sind die spannenraupenähnlichen, kriechenden Lokomotionsbewegungen von den peitschenartigen oder schlängelnden Bewegungen, bei denen sich das Tier am Boden oder auch, bei stärkerer Intensität, im Wasser freischwimmend verschieben kann, zu unterscheiden. Im ausgekochten Wasser, oder wenn man durch das normale Wasser einen kontinuierlichen Wasserstoffstrom durchleitet, wird gewöhnlich große lokomotorische Unruhe hervorgerufen, ohne daß man mit Sicherheit die Zahl der schlängelnden Bewegungen ansteigen sieht; regelmäßiger aber bekommt man eine Beruhigung in durch Sauerstoffstrom ventiliertem Wasser, wobei besonders die kriechenden Bewegungen selten werden, aber auch die schlängelnden auf ganze Minuten aussetzen, besonders wenn das Tier sich in unmittelbarer Nachbarschaft der

ausströmenden Sauerstoffblasen befindet. Die Versuchsergebnisse sind aber überhaupt durch die sichtlich anormalen Verhältnisse dieser Beobachtungen zu unregelmäßig gemacht. Zu eindeutigen Resultaten sind wir aber gelangt, als wir die Larven unter möglichst natürlichen Bedingungen untersuchten: nämlich in ihren Röhren, die sie in den Blättern von *Stratiotes aloides* bauen. Ohne Zweifel machen sich die Tiere auch den durch Chlorophylltätigkeit frei gemachten Sauerstoff dienstbar (denn bei Abnahme derselben in abgeschnittenen und absterbenden Blättern gehen auch die Larven zugrunde); außerdem aber bewirken sie durch außerordentlich regelmäßige schlängelnde Oscillationen des am Vorder- und Hinterende festgehefteten Körpers einen kontinuierlichen Wasserstrom durch ihre Wohnröhre (welcher am Kopfende eintritt). Im ausgekochten Wasser (völlig gleicher Temperatur) sieht man den Rhythmus dieser respiratorischen Oscillationen anschwellen (z. B. in der Norm in 20 Halbminuten 10mal zwischen 20 und 29, 10mal zwischen 30 und 39 Oscillationen — dagegen im ausgekochten gleichtemperierten Wasser in 20 Halbminuten 4mal zwischen 30 und 39, 10mal zwischen 40 und 49, 6mal zwischen 50 und 59 Oscillationen). Bei großem Sauerstoffmangel wird das Tier unruhig und wendet sich (oft mehrmals hintereinander) um, so daß das Kopfende und Afterende ihre Lage gegenseitig verändern.

Miall hat einen Versuch an *Chironomus*-Larven angestellt, bei dem er sie in gut ausgekochtes Wasser einschloß und oberhalb eine Atmosphäre von Kohlensäure herstellte: 4 von 6 Larven lebten 48 Stunden, eine über 4 Tage; 2 haben sich verpuppt.

Die jungen *Chironomus*-Larven besitzen, ähnlich wie die Larven von *Corethra plumicornis* (Weismann), noch keine lufthaltigen Tracheen, sondern nur ihre Anlagen in der Form von feinen blassen Strängen (nach Miall, 207, haben die ausgeschlüpften Larven bis zur ersten Häutung noch keine Respirationstubuli entwickelt, ihr Blut ist farblos); es besteht hier hauptsächlich Haut- und Kiemen- (und nach Schneider, 302, auch Darm-) Atmung. Mit dem wachsenden Respirationsbedürfnis des sich vergrößernden Tieres füllen sich die Tracheen mit Gas und es entwickeln sich als lokalisierte Atemorgane die mächtigen Tracheenkiemen. So wie man ontogenetisch die progressive Entwicklung der Respirationsorgane verfolgen kann, soll es nach Schneider möglich sein, auch unzweideutige Anpassungen der Respirationseinrichtungen an die Verhältnisse des äußeren Mediums bei den *Chironomus*-Larven zu beobachten: die aus Bächen herrührenden Larven besitzen schon sehr früh durchsichtige luftleere Anlagen des Tracheensystems; in den Tracheen erscheinen dann verstreute Luftblasen, welche allmählich in feine silberne Stränge zusammenfließen; endlich füllen sich auch die tieferen Partien. Demgegenüber wird das Tracheensystem der in den Seen, bis in der Tiefe von 70 m (1000 m weit vom Ufer entfernt) lebenden Larven sehr spät angelegt und enthält dann von Anfang an „Luft“; hält man solche Tiere in Aquarien oder auf dem Teller, so erscheinen bald die ersten Anfänge des Tracheensystems. Dies bringt der Autor mit dem Wasserdrucke in diesen Tiefen (7 Atmosphären) in Beziehung: die lufterfüllten Tracheen würden beim Aufstiege zerreißen, demzufolge erscheinen sie erst in der letzten Phase des Larven- oder Puppenlebens und machen das Tier spezifisch leichter.

Auch Miall spricht über respiratorische Anpassungen verschiedener *Chironomus*-Larven: nur die am Grunde und im Schlamme lebenden (z. B. *Ch. plumosus*) sollen hämoglobinartigen Farbstoff enthalten, während die nahe der Oberfläche sich aufhaltenden farblos sind und ein besser ausgebildetes, wenn auch ebenfalls geschlossenes, Tracheensystem aufweisen. Außerdem besitzen die Oberflächenlarven keine Respirationstubuli am hinteren Körperende; auch die Puppen sollen sich von denjenigen der am Grunde lebenden Tiere unterscheiden, indem sie statt Kiemenbüschel Respirationshörner besitzen (nach Meinert „*Motitator*-Gruppe": *Ch. motitator*). — Bei Needham (225, 226) finden wir ähnliche Angaben; er hat eine kontinuierliche Reihe von gelblicher oder grünlicher bis zu tiefroter Farbe beobachtet; jung ausgeschlüpfte Larven findet er durchweg „weiß": die rote Färbung kommt zugleich mit großem Körperwachstum bei verkümmertem Tracheensystem zustande, und zugleich wird hohe Ausbildung der Blutkiemen angetroffen; diese roten Tiere halten sich in tiefem, minder durchlüftetem Wasser auf. Die „weißen" Larven sind kleiner, haben wenig Hämoglobin im Blute und kleine Blutkiemen; sie leben in fließendem Wasser oder in seichtem, gut durchgelüftetem Wasser. Die Puppen der roten Larven sind zuerst ebenfalls rot, dann entwickelt sich die Pigmentierung des ausgewachsenen Insektes.

Lauterborn (178) hat drei mit freibeweglichen (trichopterenartigen) Gehäusen ausgestattete Chironomidenlarven beschrieben, welche, ruhig in die schützende Hülle zurückgezogen, mit dem Abdomen wellenförmige Bewegungen ausführen, wodurch das Gehäuse immerwährend mit frischem Atemwasser durchspült wird; die Larven können sich in ihrer Wohnung drehen und wenden und bald die eine, bald die andere Oeffnung zum Hervorstrecken des Vorderkörpers benutzen.

Die Puppe von *Chironomus* hat ein bedeutend entwickelteres Tracheensystem als die Larve; auf der Vorderbrust weist sie ein Büschel von zarten, fadenförmigen Tracheenkiemen auf, welches aus dem Schlamme hervorragt. Burmeister (36) hält die vom Hinterleibe oder bei der Puppe von *Ch. plumosus* vom schlängelnden Vorderleibe ausgehenden Bewegungen für reine Atembewegungen; da diese Stadien keine Nahrung aufnehmen, handelt es sich also wahrscheinlich nur um Erneuerung des Atemwassers um die Kiemenbüschel (s. auch Miall und Schmidt-Schwedt, 298).

Die Larven der Chironomidengattung *Orthocladius* machen nach Thienemann (330) „schnickende" Bewegungen, wie *Chironomus*-Larven. Die Puppen liegen in der Norm ganz ruhig in ihren Gehäusen (in Bächen); wenn sich aber die Larve an der Wand eines Sammelglases verpuppt, so vollführt sie, wie überhaupt bei ungenügendem Sauerstoffgehalte des Mediums, lebhafte Abdominalschwingungen (dorsoventral, in S-förmiger Kurve, Angelpunkt derselben ist der Mesothorax; von Zeit zu Zeit dreht sich die Puppe um ihre Längsachse).

Die Larven von *Epiphragma fascipennis* zeichnen sich durch anale Tracheenkiemen aus, die im Trockenen in das Körperinnere eingezogen werden (sie besitzen dichte Tracheennetze und zugleich ausgiebige Blutdurchströmung, Needham; er vergleicht sie mit den Tachinidenkiemen, Pantel, 242).

Die *Tanypus*-Larven verhalten sich nach Schneider den *Chironomus*-Larven sehr ähnlich. Es soll sich bei ihnen besonders das Ausstoßen des verbrauchten Atemwassers aus dem Enddarm besser beobachten lassen: liegt die Larve in dorsoventraler Stellung, so sieht man, wie der Enddarm im drittletzten Ringe allmählich blasig anschwillt und sich dann ruckweise, in größeren und kleineren Portionen, nach außen entleert; dies geschieht bei kleineren Tieren etwa 10mal in 2 Minuten, bei größeren 2—4mal abwechselnd mit längeren Pausen.

Nach Miall haben *Tanypus*-Larven ein besser ausgebildetes Tracheensystem als die *Chironomus*-Larven, aber ebenfalls ein verschlossenes; sie schwimmen öfters frei als die letzteren; im Schlammrohre steckend, sollen sie zuweilen ein wenig den Körper hervorstrecken und respiratorische Oscillationen vollführen. Die Puppen können zur Oberfläche heraufkommen und mittels ihrer Respirationshörner direkt Luft schöpfen.

Auch für die *Tanypus*-Larven gilt nach Schneider das abweichende Verhalten des Tracheensystems in Seen und Bächen, wie es oben bei den *Chironomus*-Larven angeführt worden ist: erwachsene *Tanypus*-Larven besitzen in Seen keine Tracheen (abgesehen von zwei kleinen vorstehenden Röhrchen hinten zwischen den beiden Haarbüscheln).

Als apneustische Dipterenlarven führt Berlese (20) die im Wasser lebenden Blepharoceriden an, welche mit ihren ventralen Saugorganen an Steine angeheftet zu sein pflegen; die fadenförmigen Kiemen entspringen dem 2.—6. Segmente (auch ältere Larven von *Gastrophilus* und *Cephalomyia* besitzen Pseudobranchien).

Wesenberg-Lund (359a) berichtet neuerdings, daß die an die Oberfläche gebundenen Dipteren (*Culex, Anopheles, Corethra, Mochlonyx*) „Sommerlarven“ haben, mit offenem, metapneustischem Tracheensystem, während die meisten Chironomiden oder die in den mittleren Wasserschichten lebenden, wie *Corethra*, „Winterlarven“ sind (s. über Sommer- und Winterlarven der Käfer im allgemeinen Teil p. 412): die letzteren besitzen ein geschlossenes Tracheensystem und sind mit dünner Haut ausgestattet.

Die *Dixa*-Larven besitzen einen ähnlichen Verschlußapparat zum Ventilieren des Tracheensystems am Schwanzende, wie die Larven z. B. von *Hydrobius* und *Pericoma* (s. p. 468); beim Herabsteigen unter die Wasseroberfläche haftet zwischen den Haargebilden desselben eine Luftblase. Die Puppe besitzt hinter dem Kopfe Respirationshörner (Miall, 207).

Das aus der Schlammschicht hervorragende Schwanzende der Larven von *Dicranota* vollführt oft wellenartige Schwingungen; drei Paar von tracheenhaltigen Ausstülpungen an den letzten Segmenten (insbesondere das letzte längste Paar) sind wahrscheinlich Atemorgane, aber die Larve ventiliert das Tracheensystem auch direkt durch ein konisches Spirakelröhrchen, in dem beim Untertauchen oft eine Luftblase durchscheint. Die Puppe besitzt feine Respirationshörner (Miall, 207).

Das Schwanzende von *Ptychoptera*-Larven (Fig. 70) erinnert an *Eristalis*-Larven (s. weiter), doch handelt es sich da, ebenso wie bei anderen Merkmalen, nur um Konvergenzerscheinungen, durch ganz ähnliche Lebensbedingungen hervorgebracht. An der Basis des langen Schwanzes steht ein Paar Tracheenkiemen (Grobben), doch das Hauptorgan der Atmung ist der Schwanz, an dessen Ende zwei Tracheenlängsstämme des Körpers münden; diese sind an den Grenzen der einzelnen Körpersegmente stark verjüngt und schlingenartig ausgedehnt: dieser Umstand, sowie auch die eigentümliche Gestalt des Tracheendurchmessers ermöglichen die große Beweg-

lichkeit des Tracheenapparates bei Körperbewegungen; im Durchschnitte erscheint der Tracheenstamm ventral abgeplattet, dorsal ebenfalls, aber es ziehen sich da zwei longitudinale Rinnen (Fig. 34). Ohne Zweifel kann die Trachee bei Lufteinpumpung eine zylindrische Gestalt annehmen, und so wird in den segmentierten Abschnitten ein großer Luftvorrat (s. p. 405) angehäuft (die ganz jungen Larven sollen gleichmäßig zylindrische Tracheen aufweisen). Das Ausstrecken des langen Atemrohres ermöglicht der Larve eine Ventilation von der Oberfläche, auch wenn der Körper tief im Schlamme steckt. — Die Puppe (Fig. 71) hat das eine Atemrohr reduziert, das andere außerordentlich entwickelt (bis zweimal länger als der ganze Körper); am Ende ist ein anscheinend radiärer Apparat angebracht, doch soll keine noch so feine Oeffnung auffindbar sein, sondern die Luft durch die feinen Wandungen

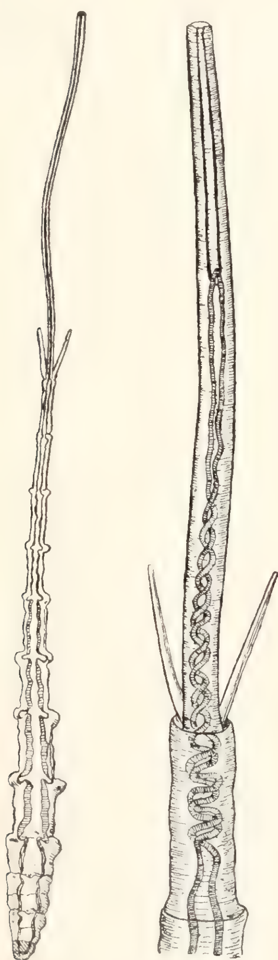


Fig. 70.

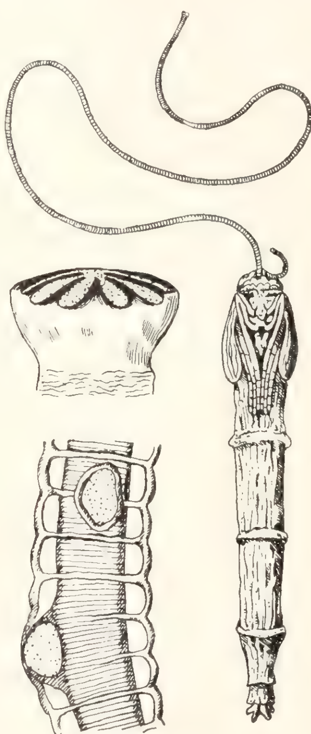


Fig. 71.

Fig. 70. Larve von *Ptychoptera paludosa* (links), rechts das Hinterende vergrößert. (Aus Miall, 207, nach Grobben.) Jeder Tracheenhauptstamm zeigt im Körper einige sehr erweiterte Abschnitte, die der Mitte der betreffenden Körperglieder entsprechen: diese Luftsäcke sind durch dünne Röhrchen miteinander verbunden (s. auch Fig. 34). Im sehr beweglichen Hinterteile sind die Tracheenhauptstämme zusammengeknäuelt. (Die paarigen Anhänge an der Schwanzwurzel sind nach Grobben als Tracheenkiemen tätig.)

Fig. 71. Puppe von *Ptychoptera paludosa* (aus Miall, 207). Rechts das ganze Tier mit einer (die andere ist verkümmert) Respirationsröhre. Links oben das blinde Ende der letzteren (150 mal), unten die Mitte (100mal vergrößert); die Trachee liegt in der Mitte und besitzt stellenweise stark verdünnte sackartig ausgestülpte Partien.

der Luftsäcke diffundieren, die an der Trachee des Atemfadens zahlreich entwickelt sind (MIALL, nach GROBBEN kommen daselbst feine Oeffnungen vor); das Atemrohr schwimmt an der Wasseroberfläche. S. über *Bittacomorpha* und *Ptychoptera* auch SHARP (309). Daselbst auch über die ausstreckbaren verästelten Anhänge der Puppen von *Scatopse* (Bibioniden).

Die Larve von *Lonchoptera* besitzt nach DE MEIJERE (202) intestinale Kiemenorgane, welche unter dem etwas gedrückten Deckgläschen als zwei lappenartige Gebilde nach außen treten; sie führen ein ausgedehntes Tracheennetz. Aehnliche hervorstreckbare Tracheenkiemen hat VIMMER (348) bei Larven von *Cordyla fusca* beschrieben.

Ueber die verschiedenartigen Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen vgl. DE MEIJERE (203), MÜGGENBURG (218), TAYLOR (325) u. a.

An den Larven der Waffenfliegen, Stratiomyiden, haben schon die Altmeister SWAMMERDAM und RÉAUMUR ausführliche Beobachtungen des Atemvorganges angestellt. Etwa 30 feine schön befiederte unbenetzbare Wimpern bilden einen Kranz um das einzige Stigma des zugespitzten Hinterendes (Fig. 72): sternartig an der Wasseroberfläche entfaltet, hält diese Einrichtung den Körper daselbst und ermöglicht die Ventilation; will das Tier untertauchen, so legt es die ganze Vorrichtung regenschirmartig zusammen, während eine darin verschlossene Luftblase einen automatischen Verschluß bildet (*Stratiomys chamaeleon*). Neun Paar Stigmen am übrigen Körper sind verschlossen.

Die Tabanidenlarven sind teilweise Wasserbewohner. Das wenig entwickelte Atemorgan besteht aus einem endständigen Röhrchen, welches ausgestreckt und zurückgezogen werden kann und zwei dicht aneinander gedrängte Stigmen besitzt.

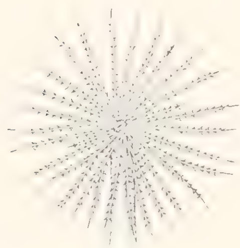


Fig. 72.

Fig. 72. Ende der Atemröhre der Larve *Stratiomys chamaeleon* (nach SWAMMERDAM, Biblia naturae).



Fig. 73.

Fig. 73. *Eristalis*-Larve mit ausgezogener Atemröhre, (nach BERLESE, 20). *a* Die vordere, *b* die hintere Stigmeneinrichtung.

Unter den Syrphiden ist besonders die hochausgebildete Atemeinrichtung der Larve von *Eristalis tenax* bekannt.

Bei RÉAUMUR (271) finden wir eine ausführliche Schilderung ihres Benehmens. In einem zylindrischen Glase versammelten sich die Larven dicht aneinander in verschiedenen Lagen am Boden und berührten mit den Enden ihrer fast vertikal gerichteten „Schwänze" (RÉAUMUR hat die ganze Gruppe dieser Larven „vers à queue de rat" genannt!) die zwei Zoll hoch entfernte Wasseroberfläche: in dieser Stellung können sie am Boden umherkriechen; nachdem die Wasserhöhe um $^1/_2$ Zoll erhöht worden war, hatten sich die Schwänze sehr rasch entsprechend verlängert;

nach wiederholten Versuchen gelang es, die Schwänze auf 5 Zoll zu verlängern, ohne daß die Larven den Boden des Gefäßes zu verlassen brauchten; aber bei einer Wasserhöhe von $5^1/_2$—6 Zoll krochen die Larven an den Wänden empor oder schwebten im Wasser in der geeigneten Tiefe. — Die Larve, welche im Kloakenschlamm unter anscheinend für das Leben eines höheren Tierorganismus höchst ungünstigen Verhältnissen lebt, deckt ihren Gaswechselbedarf durch diese lange Atemröhre (der Körper, etwa 18 mm lang, entsendet die Röhre, an deren Ende sich die Stigmen befinden, bis 15 cm weit zur Wasseroberfläche) (Fig. 73).

Schon RÉAUMUR hat sich eingehend mit dem Bau dieses komplizierten Atemorgans beschäftigt und den Mechanismus seiner merkwürdigen Beweglichkeit zu erklären gesucht; er vergleicht den Bau mit der Einrichtung des Fernrohres und die Tracheen (mit ihrem Spiralfaden) mit elastischen Federn; er spricht die Ansicht aus, daß die von den Luftreservoiren des Körpers ausgepreßte Luft die Auswicklung der Windungen des ausgezogenen Atemrohres bewirkt, aber die selbständige Beweglichkeit des „eigentlichen Atemrohres" und seiner Hülse schreibt er speziellen Muskeleinrichtungen zu, die in diesen beiden Gebilden enthalten, aber der näheren Untersuchung unzugänglich sind (ausdrücklich hebt der Autor hervor, daß die Respirationsröhre nicht nur in ihre Hülle, sondern sogar bis gegen das Kopfende hin zwischen die beiden „Luftreservoire", d. h. erweiterten Tracheenstämme eingezogen werden kann). — RÉAUMUR, der oft geneigt ist, den Insekten auch gesonderte Ein- und Ausatmungsöffnungen zuzuschreiben, spricht die Möglichkeit aus, daß die am Kopfende der „Nymphe" hervorsprossenden „Hörner" „zuweilen" der Ausatmung der durch die Atemröhre inspirierten Luft dienen, während er sonst bei dem „Wurme" (der Larve) die Ausatmung durch die Atemröhre geschehen läßt: er gibt an, daß er oft beim untergetauchten Tiere eine kleine Luftblase aus der Atemröhre hervorgehen und wieder allmählich in sie eintreten sah, was sich oft wiederholt. Für eine Ausatmung der „Rattenschwanzmade" (sowie anderer Zweiflüglerlarven) durch die vorderen, beständig im Wasser bleibenden Oeffnungen spricht sich auch BURMEISTER (36) aus.

Bei jungen Larven ist es leicht, das durchscheinende Schwanzende in seinen Bewegungen zu studieren. Die äußere weitere Röhre, Verlängerung der Körperwand, wird in der Ruhe in sehr zahlreiche quere Falten zusammengelegt und kann wieder stark hervorgestreckt werden, wobei ihr Durchmesser sehr verdünnt wird; die innere Röhre, die eigentliche respiratorische Vorrichtung, ist gleichfalls äußerst beweglich und wird bei maximaler Verlängerung zum Durchmesser eines Pferdehaares verjüngt. Nach VIALLANES (347) wird die Verlängerung und Verdünnung durch Körperkontraktion bewirkt, indem dadurch die zirkulierende Körperflüssigkeit in den „Schwanz" hineingepreßt wird; die Verkürzung erfolgt durch Kontraktion der in der Atemröhre befindlichen Muskeln und angeblich durch „innere elastische Bänder" (diese sollen immer von einer einzigen spindelförmigen Zelle gebildet sein, in deren Innern eine elastische, um den großen Zellkern mehrere Male gefaltete Faser vorkommt, die sich bei der Streckung entrollt; doch hat schon GAZAGNAIRE [100] diese Gebilde für Drüsenzellen mit Ausführungsgängen erklärt, s. weiter WAHL, 365). WILKINSON (362) (und teilweise auch BATELLI, 12) unterscheidet (nach MIALL) drei Abschnitte am Schwanze der *Eristalis*-Larve (Fig. 74): der äußere, in Fortsetzung des Körperinteguments, ist quer gefaltet, insbesondere bei Einziehung, mit vielen Haarborsten ausgestattet — der mittlere kommt nur bei völliger Hervorstreckung des Schwanzes zum Vorschein, sonst ist er mehr oder weniger im äußeren Abschnitte verborgen — der innere oder eigentliche Respirationsabschnitt, mit unzähligen Querfalten, besitzt ein festeres freies Ende, an dem sich die zwei Tracheenstämme öffnen, von 5 gefiederten Borsten umrandet, die an der Oberflächenschicht des Wassers adhärieren und bei Zusammenlegung während des Untertauchens eine Luftblase einzuschließen pflegen. Bei

eingezogenen Schwanzende bilden die Tracheen desselben zahlreiche regelmäßige Windungen im Hinterleibe. Sechs Retraktoren inserieren an der Verbindung des mittleren und inneren Röhrenabschnittes und ziehen den inneren Abschnitt allmählich in den mittleren und endlich auch in den äußeren ein, wobei die äußere Wand des Mittelstückes nach innen eingestülpt wird: aus der Oeffnung des Außenstückes ragt nur die Spitze des inneren Abschnittes hervor. Endlich können die Muskeln der äußeren Röhre die letztere stark verkürzen (ein starker zirkulärer Muskel in ihrem Hinterteile verhindert dabei das Herausschlüpfen des Respirationsrohres); die Respirationsröhre kann im Körper an ihrer Basis gebogen sein und bis

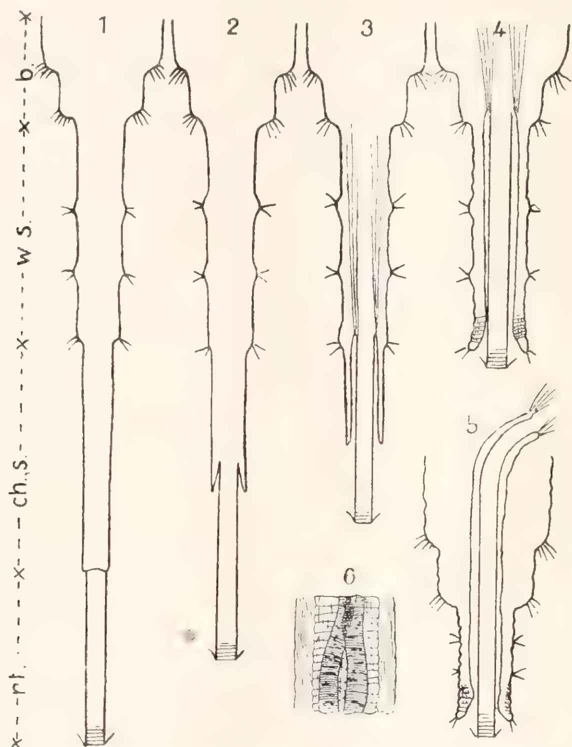


Fig. 74. Schematische Bilder zur Veranschaulichung der Beweglichkeit des „Schwanzes“ der Larve von *Eristalis* (aus Miall, 207, nach Wilkinson): *1* voll ausgestreckte, *5* ganz eingezogene Atemröhre, *2*, *3*, *4* Uebergänge zwischen diesen beiden Extremlagen, *rt* die eigentliche Respirationsröhre, *chs* Scheide für dieselbe, *ws* der proximale Abschnitt der Atemvorrichtung, in *3*, *4*, *5* sind die Retraktoren angedeutet, *6* vergrößerte Partie des Schwanzes, wo die Respirationsröhre (mit den zwei Tracheen) von der Scheide umgeben liegt.

zu dem Kopfe reichen (Réaumur). Auch bei toten Larven läßt sich durch Druck auf den Körper das ganze Schwanzende weit ausstülpen. — (Nach Giacomini [105] sollen die endständigen Borsten der Atemröhre mit einer fettartigen Substanz, die aus den Drüsen des letzten Schwanzsegmentes ausgeschieden wird, bestrichen werden.)

Mit der Struktur der Atemröhre von *Eristalis* hat sich auch Wahl (355) eingehend beschäftigt und wichtige Berichtigungen und Ergänzungen der älteren Berichte geliefert. Der Hypodermis des 1. und 2. Abschnittes der Röhre liegen zirkuläre und longitudinale Muskelfasern an, während der dritte Teil keine Muskeln

aufweist. Der sogenannte „elastische Apparat" von VIALLANES besteht aus mehreren eigentümlichen großkernigen Drüsenzellen mit intracellulären Ausführungsgängen, welche dann weiter gerade bis auf die Spitze der Atemröhre verlaufen und zwischen den stigmatalen Oeffnungen und Borsten münden (Fig. 75): ihr Sekret fettet das Stigma sowie die Borsten ein, so daß das Tier an der Wasseroberfläche adhäriert und pendeln kann. Die beiden Tracheenäste verlieren in dem 3. Röhrenabschnitte bald den Spiralfaden und erweitern sich zu Stigmenkammern, die aber ohne Chitinfilz sind (zum Unterschiede von anderen Dipterenlarven); sie münden jede durch zwei seitlich angebrachte Oeffnungen, die von starken Chitinringen umgeben sind; jederseits kommen 4 gefiederte Borsten vor (Fig. 76). Die Oeffnungen sind stets offen, ohne regulierende Muskulatur. — Die vorderen Stigmenhörner sind verschlossen, sonst aber den geöffneten sehr ähnlich; durch besondere Muskeln können die Hörner in den Körper (partiell) eingezogen werden (die Stigmenkammer ist mit Chitinfilz austapeziert).

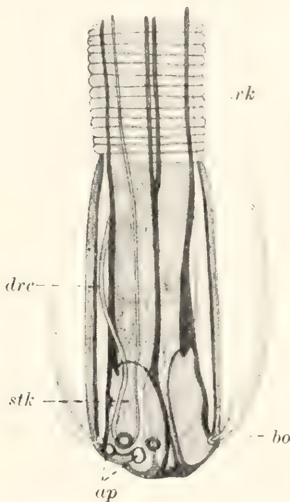


Fig. 75.

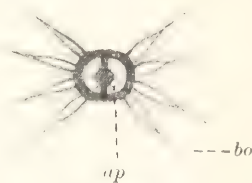


Fig. 76.

Fig. 75. Distales Ende der Atemröhre der *Eristalis*-Larve (nach WAHL, 355). *rk* Ringwülste der Cuticula des dritten Teiles der Atemröhre, *stk* Stigmenkammer, *ap* zwei Oeffnungen der einen Stigmenkammer, *bo* Chitinborsten am Stigma, *drc* Ausführungsgänge der Drüsenzellen.

Fig. 76. Schwanzspitze (der Atemröhre) der *Eristalis*-Larve von der Endfläche gesehen (nach WAHL, 355). *ap* Oeffnungen des Stigmas, *bo* Borsten am Stigma.

Nach der Unterbindung der Atemröhre kann nach SPALLANZANI die Larve bis zu einem gewissen Grade noch durch die Haut Sauerstoff absorbieren. CHUN (50) hat auf die sekretorische, zugleich aber auch respiratorische Bedeutung der aus dem After hervorstreckbaren Pseudobranchien (BERLESE, 20) hingewiesen: es handelt sich um etwa 20 blindsackartige Schläuche, die schon RÉAUMUR bemerkt hatte; sie enthalten (WAHL) reichliche Mengen von Tracheen und werden durch Körperkontraktion (auch passiv durch äußeren Druck) mit dem Endteile des Enddarmes ausgestülpt. CHUN hat dies besonders in faulem Wasser beobachtet, aber auch nach der Uebertragung der Larven in reines Wasser; WAHL sah die Hervorstülpung in schlechtem Wasser in der Ruhe und gibt sogar an, daß sich die Organe rhythmisch bewegen: die einzelnen Kiemenschläuche schlagen gegeneinander zusammen, wodurch der Querschnitt des Trichters, den sie bilden, abwechselnd verkleinert und wieder vergrößert wird, außerdem aber schwingen gleichzeitig die Kiemenschläuche in ihrer Gesamtheit pendelartig nach vorn und hinten, so daß ein ausgiebiger Wasserwechsel resultiert.

Die Puppe liegt im Inneren der verhärteten Larvenhaut; 24—36 Stunden nach Beginn der Verpuppung erscheinen zwei Paare von Atemhörnern am Kopf-

ende; das vordere Paar findet sich, aber minder auffällig, schon bei der Larve, das hintere, größere besitzt die eigentliche Bedeutung für die Respiration.

An *Helophilus*-Larven, die (zusammen mit *Eristalis*-Larven) in stagnierenden schlammigen Gewässern leben, hat Wilcox (361) interessante Beobachtungen gemacht. Er hat die Larven in Pfützen gefunden, deren Salzgehalt höher war als im Meere und in denen die abgeworfenen Tiere der Zersetzung anheimfielen; obwohl durchscheinende zarte Geschöpfe (15 mm lang, 2 mm dick), widerstanden sie durch 20 Stunden der konzentrierten Sublimatlösung, $3^1/_2$ Stunden der konzentrierten Pikrinsäurelösung und 90-proz. Alkohol, $2^1/_2$ Stunden absolutem Alkohol, 4 Stunden 1-proz. Osmiumsäure, 1 Stunde reiner Essigsäure, 8 Minuten dem Zedern-, Origanumöl usw., 4 Minuten Xylol, Benzol etc. Das Schwanzende blieb an der Flüssigkeitsoberfläche und besorgte die Ventilation. — (Aehnlich resistent sind die *Stratiomys*-Larven, welche nach Lucas [186] in salzigen Gewässern auf Euböa bis bei 40° C leben; sie leben 14 Stunden in 18—20-grädigem Alkohol.)

Bei den brasilianischen Psychodiden (Müller, 221) münden die beiden Luftröhrenstämme am Körperende mit zwei Stigmen aus, durch welche die Ventilation erfolgt, wenn sich die Tiere, was bisweilen geschieht, außerhalb des Wassers begeben. Sonst atmen sie durch fingerförmige (ausstreckbare und einziehbare) Schläuche, die am After sich befinden und einen Tracheenast, welcher kurz vor dem Stigma vom Haupttracheenstamm abzweigt, enthalten. Miall (s. Sharp, 309) hat *Pericoma canescens* untersucht; die amphibisch lebende Larve hat zwei vordere Stigmen für die Atmung in der Luft, zwei hinterständige, von vier bewimperten Anhängen umgeben, zwischen denen beim Aufenthalt im Wasser eine Luftblase gehalten wird.

Die Larve von *Phalacrocera replicata* lebt unter Wasser an Pflanzen; das einzige Paar Stigmen (im letzten Abdominalsegmente, in dem einziehbaren „Stigmenfelde") ist völlig geschlossen; die ausgewachsene Larve hat zahlreiche lange Borsten, sogenannte „Tracheenkiemen", die aber wegen der Dicke der Chitinhaut kaum dem Gaswechsel dienen dürften (Bengtsson, 15; Miall); nach Bengtsson (16) könnten die zwei ektodermalen Invaginationen, welch sich drüsenartig bis in das 8., ja 4. Segment proximal in die Höhlung des Herzens einsenken, zum Gaswechsel dienen (der Luftatmung); die Puppe soll (Lampert) die zur Atmung dienenden thorakalen Anhänge heraustrecken. Nach Miall und Shelford (207) ist das Sauerstoffbedürfnis der Larve höchst gering, denn sie kann 5 Tage im ausgekochten Wasser ohne Schaden zubringen; die Puppe aber verträgt nicht einmal 6 Stunden dauerndes Untertauchen im Wasser ohne Sauerstoff.

Die Larven der Fliege *Actora aestuum* leben im Blasentang und werden zeitweise überflutet, was sogar eine Lebensbedingung für sie sein soll; Larven, welche sich zur Verpuppung anschicken, und die Puppen finden sich 5—8 cm tief im nassen Sande. Auch die Imago ist der zeitweisen Ueberflutung angepaßt (durch einen wachsartigen, mattglänzenden Körperüberzug, der von Zeit zu Zeit in äußerst feinen Schüppchen abfällt, aber sich sogleich, besonders an den Flügeln, Schwingkölbchen und Luftlöchern, erneuert (Joseph, 143).

Trichomyza-Larven leben eigentlich nicht im Wasser, sondern in feuchten Massen (besonders Faeces); Laboulbène (165) und nach ihm Vogler (351) beschreiben ihr Verhalten: die Tracheenlängsstämme enden mit 2 kurzen Atemröhren, welche sehr beweglich sind, verkürzt und verlängert, genähert oder winklig auseinandergespreizt werden; bei Mangel an Atemluft (im Wasser eingeschlossen!) werden die in der Norm ruhigen und schwachen Bewegungen äußerst heftig, das plötzliche Einziehen und gewaltsame Herausschleudern der Atemröhren erinnert an die rhythmischen Armbewegungen eines Schwimmenden. Ueber die am Ende jeder Atemröhre vorkommenden vortrefflich geschützten, insbesondere mit zusammenschließbaren Haarkränzen ausgestatteten Stigmen, sowie über die bei älteren Larven am ersten Körper-

segment sitzenden „Röhrenkiemen“ s. bei VOGLER. Ganz ähnliche Verhältnisse beschreibt der Autor (352) auch bei *Homalomyia scalaris* und *Limosina ciliosa*.

Den Wasserlarven ähnlich verhalten sich auch einige parasitische Dipteren-Larven, z. B. diejenigen der Conopidae, Pipunculidae, *Ocyptera* u. a., welche ihre endständigen Stigmen außerhalb des Wirtes oder in einen seiner großen Tracheenstämme hineinstrecken (PALMÉN); die *Ocyptera* und *Gymnosoma*-Larven hat besonders KUNCKEL D'HERCULAIS (160) in dieser Richtung untersucht (die letzteren nehmen von einem Stigma gewisser Hemipteren Besitz, und die Spitze des Siphons dringt in den großen Tracheenstamm derart ein, daß die Trachee sich genau dem Atemrohre des Dipteron anpaßt; zur Verwandlung schreitend verläßt die Larve durch eine schonende Operation den Wirt, wobei sie ihren in der Trachee des Wirtes steckenden Siphon preisgibt.

Die Larven der von CHOLODKOWSKY (49) ausführlicher beschriebenen *Tachina*-Art sind mit scharfen Häkchen in der Leibeshöhle von *Carabus* befestigt und strecken das hintere Körperende mit den zwei Atemlöchern in die Stigmen des Wirtes hinaus. Aehnliches kommt bei der Tachinide *Thrixion* vor (PANTEL, 241). Die jungen Larven schieben sich zwischen die Eiröhren der sie bewirtenden Phasmide und durchbohren mit den Vorsprüngen ihres distalen Stigmenpaares die Haut des Wirtes, gewöhnlich zwischen den Sterniten und Tergiten, und atmen die äußere Luft. Larven von *Ugimyia sericariae* (in japanischen Seidenraupen lebend) bilden, nachdem sie herangewachsen sind, nahe am Stigma des Wirtes eine Art Kammer und atmen durch das Stigma desselben (SASAKI und SHARP, 309). — BERLESE (20) schreibt den retraktilen perianalen Anhängen (vescicole rettali) einer Reihe von Tachiniden-Larven eine respiratorische Tätigkeit zu; auch PANTEL gibt an, daß der Anus von *Sturmia* u. a. Tachinidenlarven ausstülpbar ist und als „glande branchiale“ oder „vésicule anale“ eine Kieme vorstellt. — Ueber die Stigmenanordnung bei den in Hexapoden und Myriapoden parasitierenden Musciden-Larven (*Ptychomyia* u. a.) berichtet NIELSEN (231).

SHARP führt DUFOURS Beobachtung an, daß eine parasitische Larve bei der Biene *Andrena aterrima* teilweise in einen von den großen Trachealsäcken des Abdomens eingesenkt lebt, und daß die Biene zwei Tracheen in das Tracheensystem der Larve sendet; DUFOUR soll sich von der Kontinuität der beiden Tracheensysteme überzeugt haben.

Spezielle hochentwickelte Einrichtungen werden bei den parasitischen Larven der Oestriden (Muscarien) vorgefunden, z. B. bei den im Pferdemagen lebenden *Gastrophilus*; mit diesen Larven haben sich schon die älteren Forscher, so VAN DER KOLK (1845), SCHEIBER (293) und BRAUER (30), beschäftigt. Von den neueren Arbeiten erwähnen wir diejenige von KRANCHER (158), welcher dem thorakalen Stigmenpaare bei *Gastrus equi* und *Oestrus bovis*, das tief in der Haut eingesenkt und in der Regel mit Magenschleim verstopft ist, keine respiratorische Bedeutung zuschreibt. Die zwei großen abdominalen Stigmen befinden sich auf einer sogenannten Stigmenplatte, die in große Hautfalten eingezogen und so (BRAUER) von Schleim befreit werden kann; diese geschützte Lage soll vielleicht bedingen, daß an den Stigmen keine üblichen Verschlußmechanismen vorkommen. Die Stigmen führen in je drei Einzelstigmen über, nachher lösen sich die 8 großen Tracheenstämme quastenförmig in zahlreiche Aeste auf, die sackartige Erweiterungen besitzen: darin sieht der Autor eine Einrichtung, um die im Magen in geringer Menge vorhandene respirable Luft auf eine möglichst große Oberfläche zu verteilen. Die Luftwege sind am Eingange mit einem dichten Haarfilznetz von fast schwammiger Beschaffenheit ausgerüstet, durch welches nicht das kleinste Wasserteilchen durchzudringen vermag; auch in der Luftkammer kommt eine ähnliche Einrichtung vor. — ENDERLEIN (82) hat die komplizierten Verschlußmechanismen mit Gründlichkeit besonders bei *Gastrus equi* und *G. haemarrhoidalis* studiert; er findet das vordere Stigmenpaar

noch komplizierter gebaut; weiter hat er diese Einrichtungen auch noch bei *Gyrostigma* (*sumatrense*, *rhinocerontis-bicornis*), *Cobboldia* (*elephantis*) untersucht; auch er legt Gewicht auf die Luftsäcke als Reservoire bei zeitweiligem Mangel an sauerstoffhaltiger Luft im Magen (dieselben sind bei *Cobboldia* einfach, es werden aber auch große Flächenbildungen angetroffen, indem die Innenfläche eigentümliche Chitingebilde aufweist, von denen der Autor glaubt, daß sie zur „Verdichtung“ von großen Luftmengen dienen); außerdem weist er auf die Ausbildung der großen (bis 300 μ, ja bei *Cobboldia* bis 1 mm) Tracheenendzellen als eine zur Ausnutzung des Sauerstoffes dienende Einrichtung hin. Neuerdings endlich hat Portier (258, 259) *Gastrophilus equi* und (die im Darme vorkommende Larve von) *G. haemorrhoidalis* studiert, im Anschlusse an seine Untersuchungen über die Physiologie der Schutzeinrichtungen der Wasserinsekten (vgl. p. 401). Die zwei lippenartigen Hautfalten der „bourse stigmatique“ schützen die Stigmenplatte („plaque stigmatique“) vor der Magenflüssigkeit; selbst im Oel hat der Autor diese Einrichtung für längere Zeit ausreichend gefunden (diese Beobachtung finden wir aber schon bei Réaumur, 272). Wenn man den Hinterteil des Tieres schwach zusammendrückt, sollen sich die Hautfalten, durch Leibeshöhlenflüssigkeit prall gefüllt, schließen („fermeture autoclave“). Eine weitere Schutzeinrichtung besteht im schwammigen Gewebe („chitine poreuse“) der drei linienartigen Stigmen, welche jederseits mit der Stigmenplatte verbunden sind: wird nach Auseinanderhalten der Lippen der Stigmentaschen gefärbtes Oel auf die Stigmenplatte appliziert, so dringt es in dieses Gewebe ein; erst bei großen Mengen gelingt es, auch die großen Tracheen und die sekundären Tracheen bis zu den Trachealzellen zu füllen; aber auch im ungünstigsten Falle werden kaum alle Tracheen verstopft: die vier zentralen kleinen Tracheen versorgen noch immer den Körper mit Luft, auch wenn die acht großen peripheren verschlossen sind. Bei Verwendung von Ruß, Bakterien, Hefe (in Oel oder Seifenwasser) dringen die größeren Teilchen nur bis zu den Chitinzähnchen der Stigmenspalten ein, feinere bleiben in den Räumen des Schwammgewebes stecken und werden von den Leukocyten entfernt. — Durch Galle, sogar schon in der Verdünnung von 1 Proz., wird die Wirksamkeit der Schutzeinrichtungen vereitelt (die Chitinoberfläche wird benetzbar), und die Tracheen der Larven werden rasch von Flüssigkeit erfüllt (die Equiden, der Elefant und das Nashorn besitzen keine Gallenblase, so daß bei ihnen wahrscheinlich keine größere Gallenmenge in den Magen eindringt; die Wiederkäuer sind wahrscheinlich durch die alkalische oder neutrale Reaktion des Inhaltes der Magenabteilungen geschützt, in der die Larven bald durch Parasiten getötet werden). Unzugänglich waren mir die Arbeiten von Laboulbène (166), Guyot (116).

Bei den im morschen Holz, in Erde u. ä. lebenden Larven werden spezielle Schutzvorrichtungen aufgefunden, so z. B. bei *Ctenophora atrata* L., welche beim Einbohren in das morsche Holz durch das Umlegen einer kappenartigen Vorrichtung nach oben die beiden Afterstigmen bedeckt und so vor der Verstopfung schützt, während gewisse mit Borsten besetzte Wärzchen, zahnartig ineinandergreifend, ein förmliches Haarsieb bilden, das nur der Luft den Zutritt gestattet (Hermann, 134). — Fiebrig (90) berichtet über ein „kiemenartiges Fingerorgan“ bei einer Acanthomeriden-Larve, welche im Stamme eines harten Baumes lebt: dieses Organ befindet sich an der Unterseite einer kieferförmigen Klappe, welche die mundartige Kammer mit den Stigmenöffnungen des amphipneustischen Tracheensystems verschließen kann; es handelt sich da wahrscheinlich um Anpassung an die eigentümlichen Lebensbedingungen des Tieres, denn in den Gängen des Stammes wird oft eine große Menge der durch die Verwundung des Holzes abgesonderten übelriechenden Flüssigkeit gefunden; vielleicht handelt es sich um ein Organ, welches bei Verschluß der Stigmen die Respiration teilweise besorgt.

Durch Erzeugung einer mit Blut prall gefüllten „frontalen Ampulle“ sollen die Musciden einen starken Druck auf die vordere Puppenwand ausüben, und

so ihre Berstung vorbereiten: nach KUNCKEL D'HERCULAIS (159) handelt es sich hierbei nicht um eine mächtige Füllung der Tracheen mit Luft, sondern um Blutauspressen aus der Leibeshöhle durch Kontraktion der thorakalen und abdominalen Muskulatur; doch wird bei den Acrididen u. a. angegeben, daß die Blutansammlung in verschiedenen Körperteilen durch Luftverschlucken hervorgebracht wird.

12. Lepidopteren.

Bei den Lepidopteren, deren Atembewegungen nicht auffallend sind, hat SORG (318 b) die Atemzüge von *Deilephila euphorbiae* gezählt (etwa 20 in einer Minute); auch NITZSCH und CARUS (nach PLATEAU, 247) haben ihnen einige Aufmerksamkeit gewidmet. NEWPORT (228) hat bei *Sphinx ligustri* untersucht, ob die Luft einiger Stigmen (unter Wasser) stärker entweicht; er hat in der Ruhe 15 Atemzüge, bei Unruhe 42 gezählt. RATHKE (265 a) bemerkt ganz flüchtig, daß die Atembewegungen der Lepidopteren sowohl an der Basis als an der Hinterleibsspitze stärker ausgeprägt sein können; sie scheinen ihm im ganzen an *Panorpa* zu erinnern.

Die Tergite hängen mit den (kleineren) Sterniten lateral mittels einer weichen stigmentragenden Verbindungshaut zusammen. Bei *Pieris napi* sah PLATEAU entweder die Erhebung sämtlicher Sternite bei der Exspiration, oder zuerst der vier proximalen, nachher der drei distalen (die Verkleinerung des vertikalen Durchmessers bis $^1/_{12}$); lange inspiratorische Atemstillstände bedingen, daß im ganzen nur etwa 4 Atemzüge in der Minute vorkommen. Bei den sämtlichen Lepidopteren erscheinen nach der Fixation gewöhnlich heftige, ungemein rasche vertikale Hinterleibsoscillationen oder „Vibrationen", welche aber wahrscheinlich eine respiratorische Bedeutung besitzen. — Bei *Euchelia Jacobaeae* gibt der Autor abwechselnde Annäherungen ($^1/_{16}$) und Entfernungen der Tergite und Sternite an, besonders im 4. und 5. Hinterleibssegmente; es findet auch ein exspiratorisches Nachvorngleiten der Sternite statt, und das Abdomen verlängert sich etwas ($^1/_{36}$) und biegt nach unten um (dadurch soll eine Illusion von Wellenbewegung entstehen). — Sonst ist noch eine schwache exspiratorische Depression der Flanken zu erwähnen. Am Thorax wird keine Atembewegung wahrgenommen. PLATEAU hat auch noch *Arctia menthastri*, *Pygaera* (*Phalera*) *bucephala*, *Sesia apiformis*, *Smerinthus tiliae*, *Triphaena fimbria* und *Triphaena pronuba* untersucht. Bei der letzten sind die Exkursionen sehr gering (vertikal $^1/_{60}$, noch kleiner bei *Sesia*, $^1/_{95}$).

Die Muskelanordnung des Abdomens ist bei *Pygaera* ganz einfach, indem neben den mächtig entwickelten dorsalen und ventralen Längsmuskeln, von denselben ziemlich bedeckt, vertikale membranartige Exspiratoren zwischen den Tergiten und Sterniten vorkommen (s. Musciden). PLATEAU macht auf die große Aehnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Raupen aufmerksam. Etwas komplizierter sind die Muskelzüge bei *Arctia* und *Smerinthus* entwickelt; abgesehen von den Längsmuskeln kommen etwas schwächere Exspiratoren vor, denen von *Pygaera* ähnlich; aber von den nach oben proximal gerichteten Ausläufern der Sternite ziehen noch schief und proximal nach oben ziemlich zahlreiche starke Muskelbündel zur vorderen Fläche des vorangehenden Tergits; sie dienen wohl ebenfalls als Exspiratoren.

Ueber die Ventilation der Tracheen bei Raupen und Puppen haben schon alte Naturforscher nachgedacht und experimentiert, und wir haben im allgemeinen Teile (p. 381) darüber kurz berichtet.

Bezüglich der Verhinderung der Tracheenventilation der Puppen von „la grosse et belle chenille du poirier“, deren Hinterleib bald nach der Verpuppung in Oel getaucht wurde, gibt Réaumur (267) an, daß dadurch bald eine tödliche Schädigung hervorgebracht wird, während ein älteres Stadium, bis zu den Flügelenden untergetaucht, auch noch nach einer Stunde heftige Reflexbewegungen zeigt: in diesem Stadium bestehen nämlich am Vorderkörper offene Stigmen, nach deren Einölung erst der Schmetterling stirbt. Dem vorderen großen Stigmenpaare der Puppe von „la belle chenille du titimale“ (etwa $3^1/_2$ Monate nach der Verpuppung) entsteigen im Wasser Luftblasen, später bei Unruhe auch den übrigen Stigmen; ähnliches kommt auch bei anderen Arten vor. Gegen das Ende der Metamorphose sollen sich die distalen Stigmen schließen.

Ein von den Raupen abweichendes Benehmen schildert Réaumur bei den Puppen auch bei Luftverdünnung: während bei den Larven keine Auftreibung des Raupenkörpers beobachtet wird (dies bringt Réaumur in Beziehung zu seiner Ansicht, daß bei den Raupen eine „leichte Ausatmung“ durch unzählige feine Poren der Hautoberfläche stattfindet!), sieht man bei den Puppen eine auffällige Verlängerung (die Erweiterung des queren Durchmessers wird durch die feste Körperdecke verhindert); unter Wasser kommen viele Luftblasen aus den Stigmenöffnungen hervor (im Gegensatz zu den Raupen, s. den allgemeinen Teil p. 381). Das proximalste Stigmenpaar schließt sich, mit Wassertropfen bedeckt, indem „les deux paupières“ oder „lames de poils“ sich einander nähern, ohne sich völlig zu berühren; dem Stigmengrunde sollen feine Luftbläschen entsteigen. Das Oel dringt in das Innere der Stigmen ein („les crisalides ne sont point faites pour boucher l'entrée à l'huile, que les crisalides n'ont pas à craindre dans la campagne“). Die „Lider“ der übrigen Stigmen können sich beim Verschließen völlig berühren.

Gleich nach der Verpuppung erscheinen die Stigmen der Puppe „de la plus belle chenille du chou“ weit größer als bei den Raupen; es bestehen da weder die zwei einander berührenden Membranen der Raupe noch die Lider der Puppe, sondern schon mit bloßem Auge sieht man eine ovale trichterförmische Oeffnung, an deren Grunde eine weiße Membran mit zentralem ovalen Loch sich findet, durch welches man „quelque part du papillon de couleur verte“ wahrnimmt; bei Vergrößerung ließ sich daselbst eine fibrilläre Struktur entdecken, und die Oeffnung „peut augmenter ou diminuer comme trou de la prunelle“: im Wasser hat sich das Loch verschlossen, in der Luft wieder geöffnet. Außerdem beschreibt Réaumur das Spiel einer weißen Membran, welche dieses Loch von unten her abwechselnd verdeckt. Allmählich aber verkleinert sich der Stigmeneingang, so daß nach etwa einer Viertelstunde das Innere unzugänglich wird, nur am ersten Stigmenpaare lassen sich „les paupières“ beobachten.

Es ist mir in der Flut der entomologischen Literatur nicht gelungen, sicherzustellen, ob jemand diese interessanten Beobachtungen Réaumurs weiter fortgesetzt hat, um ihre Richtigkeit zu prüfen.

Bei den Imagines berichtigt Réaumur (270) später seinen älteren (T. I) Bericht über die Folgen der Einölung in dem Sinne, daß nach der Einölung des „corps“ der Schmetterling am Leben bleibt, aber nach derjenigen des „corcelet“ bald stirbt. — Nach Malpighi hält auch Reaumur dafür, daß sich die Abdominalluftsäcke von der Mundöffnung aus mit Luft füllen.

Die Stigmenapparate der verschiedenen Entwicklungsstadien der Lepidopteren hat Landois (169) (s. den allgem. Teil p. 366) vorzüglich bei *Vanessa urticae* beschrieben. An dem dritten und vierten Leibesringe sind die Stigmenscheiben nicht durchbrochen, trotzdem aber werden an den Tracheen Verschlußapparate angetroffen (ähnlich bei *Aeschna*-Larven, *Cordulegaster*), welche im ganzen gering differenziert sind (sie sollen vielleicht mit der Respirationstätigkeit in den Flügelscheiben in Beziehung stehen: durch die Kontraktion und Extension des Verschlußhebelmuskels soll der

ganze Tracheenast hin und her gezogen und dadurch die in ihm verschlossene Luft in Bewegung gesetzt werden, die dann leicht in die Respirationszellen der sich bildenden Flügelscheiben und in die Atmungszellen der beiden betreffenden Körperringel eingetrieben werden könnte; ohne diese Einrichtung würde die Luft leicht ins Stocken geraten).

Das Stigma der Puppe ist ein länglich-ovaler Ring, mit etwa 50 auf der einen Seite mehr entwickelten Zähnen besetzt, von denen die höchsten vier Reihen sehr kleine Härchen tragen zum Fernhalten von Staubteilchen vom Tracheenlumen. Der Bau der Verschlußapparate ist etwas einfacher als bei der Raupe, der Verschlußmechanismus ganz ähnlich. Beim Schmetterlinge ist die elliptische Einfassung der Stigmen an der einen Seite stark wulstig entwickelt und trägt mehrere Schuppen, welche den Eintritt fremder Körper in das Stigma vollständig verhindern; der Verschlußbügel wird durch wulstige Auftreibung der Tracheenintima vertreten, um so mehr aber ist der Verschlußhebel ausgebildet.

Ueber die Innervation und Regulation der Atembewegungen konnte ich nur bei PLATEAU eine gelegentliche Beobachtung auffinden, daß nach der Dekapitation (behufs Ausschließung verschiedener Nebenbewegungen, insbesondere Abwehrbewegungen der gefesselten Versuchstiere) die Atembewegungen etwas verlangsamt und geschwächt werden.

Schon den älteren Beobachtern war bekannt, daß manche Raupen längere Zeit unter Wasser leben können.

Von den neueren Arbeiten erwähnen wir GAUCKLER (99), der besonders die glatten, wenig oder gar nicht behaarten Raupen, die an Pflanzen an feuchten Orten leben und eine versteckte Lebensweise führen, sehr resistent gefunden hat (*Deilephila elpenor*, *Pterost. palpina*, *Spilosoma*, *Mamestra*, *Xanthia* und viele Spannerraupen; manche, wie *Leucania pallens*, überwintern als Raupen an Stellen, die während des Herbstes und Winters überschwemmt sind). Demgegenüber sollen die an sonnigen trockenen Orten lebenden Raupen (*Lasiocampa*, *Bombyx*, *Crateronyx*) sehr wenig widerstandsfähig sein.

Eigentliche aquatische Lebensweise zeichnet die Arctiidae, Hydrocampidae und Acentropodidae aus.

Von den Arctiiden leben einige Arten der Gattung *Palustra* als dicht behaarte Raupen, mit kleinen Abdominalstigmen und (nach LABOULBÈNE) mit einem großen Prothorakalstigmenpaar ausgestattet, an den Blättern verschiedener Wasserpflanzen. Sie tragen nach BERG den Luftvorrat zwischen den Bürsten- und Warzenhaaren auf ihrem Rücken und erneuern denselben zuweilen, indem sie das Hinterende an die Wasseroberfläche herausstrecken. Sie können auch aalförmig im Wasser schwimmen; außerhalb des Wassers sollen sie keine Nahrung aufnehmen; die Verpuppung erfolgt außerhalb des Wassers.

Bei den Hydrocampiden ist der Aufenthalt im Wasser zur Regel geworden. *Hydrocampa nymphaeata* L. hat nach RÉAUMUR (der eine sehr anmutige Schilderung ihrer Lebensweise verfaßt hatte [269]) erst G. W. MÜLLER eingehend studiert. Sie lebt im Parenchym von *Potamogeton* und *Nymphaea*; später beißt sie Blattstückchen aus und heftet dieselben mit Gespinstfäden an die Unterseite des Blattes an, von der aus sie die Pflanze weiter auffrißt (LAMPERT, 167). Die jugendliche Raupe (etwa 1,8 mm) zeigt sämtliche Stigmen verklebt, ist völlig mit Wasser benetzt und atmet wohl durch die Haut (apneustisch); nach der Ueberwinterung erscheinen an der Cuticula konische Höcker, durch welche eine Luftschicht am Körper festgehalten wird, und es öffnen sich in diese die Stigmen. Sie lebt dann in einem aus Blattstückchen zusammengesetzten lufthaltigen Gehäuse, mit dem sie um-

herwandert: wahrscheinlich kommt die Füllung desselben mit Luft dadurch zustande, daß das Tier die lebenden Pflanzengewebe dazu verwendet; dies ist wohl besonders bei der Puppe der Fall, die im lufterfüllten Gehäuse liegt, welches, mit einem weißen Gespinst ausgekleidet, an einem Blattstiele angeklebt ist (Lampert). Außerdem wird aber der Gaswechsel auch durch Diffusion aus dem Wassermedium besorgt. In der oben erwähnten Abhandlung hat Réaumur das Offensein der Stigmen durch Einölung sichergestellt (das Tier ist in einer Viertelstunde verendet); über den Ursprung der Luft in den Gehäusen hat er viel nachgedacht, aber er ist zu keinem Resultate gekommen (la chenille a un art particulier, et pour chasser l'eau d'entre les feuilles quand elle y est entrée, et pour empêcher l'eau qu'elle a chassée d'y rentrer: in der letzteren Richtung vergleicht er den aus der Oeffnung des Gehäuses sich ausstreckenden Vorderkörper mit einem Stöpsel). Ohne Zweifel ist auch die ganz offene Spaltöffnung im Gehäuse so klein, daß das Wasser nicht eindringen kann (durch Oberflächenspannung verhindert).

Hydrocampa formosalis Clem. soll nach Packard (238) als Larve in einem aus Blattausschnitten verfertigten Sacke leben. Aehnlich *Nymphula stagnata* Don. nach Buckler in einem aus zwei Blättern verfertigten Gehäuse (an *Sparganium*).

Cataclysta lemnata L. hat schon Réaumur und nachher G. W. Müller (223) untersucht; nach dem letzteren besteht hier bis zur zweiten Häutung nur Hautatmung; nach Lampert lebt *Cataclysta* Hübner in einem Gehäuse aus Wasserlinsen und atmet zuerst vermittels der Haut, später durch die Tracheen; auch die Puppe besitzt ein lufterfülltes Gespinst. Lübben (185) berichtet neuerdings, daß die aus den Eiern der zweiten Schmetterlingsgeneration hervorgehenden kleinen Raupen in dem mit Luft erfüllten Wasserlinsengehäuse überwintern, ja unbeschadet im Eise einfrieren, während die größeren Raupen der ersten Generation im Spätherbst ihre Gehäuse verlassen und im Winter in lebenden Schilfhalmen Schutz suchen, indem sie in Wasserhöhe ein Loch in die Stengel nagen, durch das sie in das mit Luft erfüllte Internodium einschlüpfen. (Demgegenüber überwintern die Raupen von *Hydrocampa*, *Acentropus*, *Paraponyx* am Boden der Gewässer.) Sobald die Frostzeit vorüber ist, rüsten sich die in den Halmen ruhenden Raupen zum Uebergang ins Wasser, indem sie ein Stück des Halmes über und unter sich abschneiden und sich im Wasser treiben lassen (die Oeffnungen der Röhre werden durch Spinnfäden und Pflanzenstücke lose verschlossen). Im späteren Frühjahr schneiden auch die jüngeren Larven Halmstücke ab oder kriechen in von anderen Larven verlassene Röhrchen, umgekehrt aber bauen auch die älteren Larven neue *Lemna*-Gehäuse auf. Der Autor neigt sich Müllers Ansicht zu, daß die Füllung des Gehäuses mit Luft bei der zweiten Häutung zuerst aus den prothorakalen Stigmen erfolgt. Später wird die Atemluft aus der Atmosphäre erneuert (s. auch Wintersteins Zusammenfassung in diesem Handb. p. 117); der Prothorax besitzt jederseits ein längliches Feld mit gewulstetem oberen und unteren Rande und einer medianen Einsenkung; diese Gebilde sind in gleicher Weise wie die beiden hinteren Thoraxglieder und das Abdomen mit den charakteristischen Spitzen besetzt: sie dienen (da dem Kopf, sowie dem größten Teile des Prothorax die feinen Spitzen fehlen) gleichsam als Atemhörner zur Aufnahme der Luft (auf dem oberen Wulste, ganz nahe der Grenze des Metathorax, findet sich das erste Stigma). Bei der Verpuppung nagen die Larven eine kreisrunde Oeffnung in den Schilfhalm, um in das Innere desselben einzuschlüpfen, und verschließen den Eingang vermittels Spinnfäden durch ein Stück eines Schilfblattes oder ein Wasserlinsenblatt; im Anschluß daran spinnen sie dann einen Kokon. Der Autor macht auf viele Analogien mit diesem Verhalten in der Lebensweise der Chiloniden aufmerksam.

Bei *Paraponyx stratiotata* (zuerst von De Geer beschrieben) währt der apneustische Atemtypus durch das ganze Larvenleben, indem die respirierende Hautoberfläche während der fortschreitenden Entwicklung durch

sukzessiv zunehmende Tracheenkiemenreihen vergrößert wird (nach DE GEER besonders von REBEL untersucht); die Stigmen kommen, wie es schon PALMÉN gemeint hatte, nur als Pigmentflecke vor, da die Stigmenäste verschlossen sind. Nach Einölung derselben (s. RÉAUMUR) sah DE GEER keine Schädigung, eine Larve lebte 8 Tage im Olivenöl und verhielt sich dann ganz normal im Wasser. Daß hier sowie auch bei anderen Raupen, die sich aus lebenden Blättern (zuweilen nach gewisser Zeit immer von neuem) ihre Gehäuse bauen, die sauerstofferzeugende Tätigkeit der grünen Pflanzenteile den Tieren zugute kommt, ist leicht ersichtlich (s. auch WINTERSTEIN dieses Handb. p. 116). Nach BUCKLER vollführt die Larve Tag und Nacht hindurch in Intervallen von 1—3 Minuten rasche Wellenbewegungen mit dem am Hinterende festgehefteten Körper, immer etwa 20 Sekunden, wobei die Fäden angezogen werden. Die Puppe ist in einem lufterfüllten Kokon eingeschlossen. Nach den Angaben von SCHMIDT-SCHWEDT hält es MIALL (207) für wahrscheinlich, daß dieser Luftvorrat aus den Blättern von *Stratiotes* stammt, an denen die Gehäuse befestigt zu sein pflegen.

Pyropalis G. N. (*Cataclysta*) hat nach W. MÜLLER (5 Arten) apneustische, mit Tracheenkiemen ausgestattete Raupen, welche in selbstgefertigten Gespinsten auf Steinen in schwach fließenden Gewässern leben; bei den Puppen sollen die kegelförmig hervorragenden Stigmen des 2. und 3. Hinterleibsringes offen sein: im Gespinste strahlen von denselben regelmäßig angeordnete Lufträume aus, welche noch von der Raupe mit Luft gefüllt werden, indem diese immer ein Luftbläschen abscheidet und dasselbe dann überspinnt.

Was endlich die Acentropodiden betrifft, so weist nach REBEL (275) *Acentropus niveus* OL. den ursprünglichen peripneustischen Typus der Lepidopterenlarven auf: trotzdem die Anpassung an das Wasserleben im Imaginalzustande hier die höchste Vollendung erreicht hat, ist keine Hemmungserscheinung in der offenen Tracheenorganisation der Raupe eingetreten. Die Raupe lebt nach REBEL in einem Blattwinkel von *Potamogeton* eingezwängt, welcher durch Gespinstfäden zusammengezogen wurde; sie ist also ebenfalls auf den von Wänden ihres Wohngehäuses abgeschiedenen Sauerstoff angewiesen: das nach Verletzung luftführender Gänge der Nahrungspflanze ausströmende noch sauerstoffhaltige Gasgemisch verdrängt allmählich das Wasser aus der Wohnstelle der Raupe. Während des Wechsels der Futterpflanze werden wahrscheinlich die Tracheen verschlossen und die Atmung vorübergehend sistiert, wöbei die weiten Tracheenlängsstämme als Luftreservoire dienen könnten. Die Puppe liegt in einem mit (wohl aus der Pflanze herrührenden) Gas erfüllten Gespinste. Die Weibchen sind zum Teil ungeflügelt und leben auch im Wasser: nach LAMPERT halten sie sich unter Wasser mit den Vorderfüßen an einem Blatt festgeklammert auf und sollen nach RITZEMA immerwährend die Flügelstummel, nach ZELLER dagegen die beiden distalen Beinpaare (insbesondere das mittlere) fächelnd rückwärts und vorwärts bewegen (etwa 150mal in einer Minute); nach ZELLER schwimmt das (geflügelte) Weibchen auf dem Bauch und streckt den Hinterleib nach oben gekrümmt aus dem Wasser hervor; zur Eierablage taucht es unter das Wasser (FISCHER, 92). Neuerdings gibt NIGMANN (232) über das Tracheensystem der Larve und Puppe von *Acentropus niveus* einen abweichenden Bericht: die bei der Larve am Prothorax und 2.—11. Abdominalsegment liegenden Stigmen sind geschlossen, es besteht hier Hautatmung, indem sich die feinsten Tracheenverzweigungen der Haut in immer größerer Zahl nach und nach anlegen (s. auch bei WINTERSTEIN in diesem Handbuch, p. 118). Die beim Baue des Puppengehäuses erscheinende Luft entströmt den Stigmen, von denen bei der Puppe diejenigen des 2.—4. Abdominalsegmentes sicher offen (diejenigen des 5.—8. wahrscheinlich geschlossen) sind. Das Männchen ist leichter als das Wasser, da sich zwischen den Schuppen viel Luft befindet. Die Begattung findet auf dem Wasserspiegel statt; die Weibchen sind viel lockerer beschuppt als die Männchen und schwimmen

gut mittels der mit Borsten ausgestatteten Beine. Die kurzflügeligen Weibchen leben im Wasser und besitzen 7 Paare wahrscheinlich offener Stigmen, doch wird die Atmung ganz gewiß nicht durch diese verrichtet, sondern durch die Bauchhaut.

Nonagria-Raupen (PLATEAU, 249) leben in den Lufträumen von verschiedenen Wasserpflanzen (Cyperaceen, Juncaceen, Typhaceen etc.).

S. auch SCHÄFFER (292 a), MAURICE (200), COMSTOCK (52 a).

Ueber die Entwicklung der *Nymphula stratiotata* haben schon DE GEER und später ROUSSEAU Untersuchungen angestellt; neuerdings hält WILLEM (366) dieselbe für die höchste Stufe der Anpassung der Hydrocampiden ans Wasserleben (*Cataclysta lemnata* hält sich auf *Lemna* auf der Wasseroberfläche — *Nymphula nymphaeata* auf *Nymphaea, Potamogeton* etc. — *Nymphula stratiotata* auf *Stratiotes, Potamogeton* u. a., oder zwischen zwei Blättern), sie besitzen Tracheenkiemen; er entscheidet nicht die Frage, ob die Luft im Kokon von der Raupe oder aus der Pflanze herrührt, hält aber ROUSSEAUS Meinung, daß der Schmetterling in der Blütezeit von *Stratiotes* an die Oberfläche kommt, für unzutreffend, denn die Raupen leben auch auf dem immer untergetauchten *Potamogeton*.

C. Arachnoideen.

Die Arachnoideen besitzen Röhren- oder Fächertracheen (s. WINTERSTEIN in diesem Handbuch, p. 110), deren stigmenartige Mündungen am proximalen Bezirke der ventralen Abdominalfläche liegen (größtenteils in 4 Paaren, aber auch 2 bis sogar nur 1 Paar); selten werden die Stigmen am Cephalothorax angetroffen (Acarinen), außerdem kommen auch anderswo, z. B. an den Beinen, Tracheenmündungen vor (Phalangioideen). Bei kleineren Acarinen können besondere Atemorgane überhaupt fehlen, auch die sämtlichen Larven-Stadien, z. B. nach MICHAEL (210, 211) der Oribatiden, entbehren der Tracheen und atmen ausschließlich durch die Haut; bei vielen Acarinen, welche mit mehr oder minder entwickeltem Tracheensystem ausgestattet sind, kann dieses geschlossen sein, wie denn überhaupt die Stigmeneinrichtung sowie die Beschaffenheit der Tracheenwandung hochgradig variieren.

Die Röhrentracheen bestehen entweder aus einem dem Stigma (oder einem kurzen an das Stigma sich anschließenden Raume) entsprossenden Tracheenbüschel; oder es befinden sich an dem (gewöhnlich nur in zwei Aeste sich verzweigenden) Tracheenstamme in unregelmäßigen Entfernungen Büschel feiner unverästelter Tracheen (zuweilen nur ein endständiges Tracheenbüschel am Tracheenstamme); die Tracheen sind ohne Spiralfaden. Oder es besteht ein baumförmig sich verästelnden Hauptstamm, mit Anastomosen; die Tracheen besitzen einen Spiralfaden (LANG, 174 a).

Die Fächertracheen oder Tracheenlungen (Tracheensäcke; s. WINTERSTEINS Abhandlung in diesem Handbuch, p. 110) sind sackförmige dem Stigma ansitzende Organe, in deren Luftraum von der vorderen Fäche zahlreiche Blätter (auch seitlich angewachsen) hervorragen; sie werden von zwei chitinigen Lamellen gebildet, zwischen denen quere Trabekeln (Querpfeiler) stehen und das Blut zirkuliert; man hält sie für abgeänderte Tracheenbüschel oder schreibt ihnen auch eine Verwandtschaft mit den Xiphosuren-Kiemen zu (s. z. B. LANG). Die Zahl der Fächer schwankt bei den Araneen zwischen 4—5 (*Dictyna* — allerdings sind sie da lang und stark aufgetrieben) und 60—70 (*Epeira*); die größeren Arten besitzen nicht nur größere, sondern auch viel zahlreichere Fächer als die kleineren; die Zahl der Fächer vergrößert sich auch mit dem allgemeinen Wachstum des Körpers (und zwar findet das Wachtum des Luftsackes an der der äußeren Stigmenecke genäherten Spitze desselben statt, BERTKAU, 24). Als „Vorläufer" der Lungen und der Tracheen der Arachniden beschreibt RUCKER (289) am 4.—6.

Abdominalsegment der *Koenenia Wheeleri* drei durch Blutdruck ausstülpbare und durch je ein Paar Dorsoventralmuskeln wieder einziehbare Lungensäcke (s. weiter).

In der Ontogenese sollen die Tracheen bei *Attus* (*floricola*) nach PURCELL (261) nach der zweiten Häutung wegsam werden (seine Arbeit beschäftigt sich eingehend mit der Entwicklung und Morphologie der Respirationsorgane der Araneen).

1. Arthrogastres.

Unter den Arthrogastres atmen die Solpugen (Walzenspinnen) mit vier Paar anastomosierenden Tracheenbüscheln, von denen eins am ersten freien Thoraxsegment mündet, das letzte Paar mit einem unpaaren Stigma am 4. Abdominalsegment. Nach BERNARD besitzen die Galeodiden ein Paar Stigmen am Cephalothorax und zwei Paar am Abdomen, oft auch ein 4. unpaares, jedoch scheint dies meist geschlossen zu sein und bei *Rhax* ganz zu fehlen.

Die Pedipalpen (Phrynoideen, Geißelskorpione) besitzen zwei Paar Lungen. Nach BÖRNER (28) heften sich an die Lungenlamellen der Telyphoniden (und Tarantuliden) vorn Muskeln an, welche er für spezielle Atemmuskeln hält und welche er auch die sonst vorkommende Atemströmung — angeblich innerhalb der Luftkammern der Lungen hervorgebracht — unterstützen läßt (er glaubt ferner, daß die feinen Haare an den Lungenlamellen die „für die Respiration notwendige Luftverdichtung herbeiführen").

Die Scorpionideen besitzen Tracheenlungen (J. MÜLLER, 224); der Gaswechsel erfolgt nicht durch die äußere Oberfläche ihrer Fächer, wie es bei Kiemen der Fall ist, sondern durch die innere in die Fächer verbreitete Fläche. TREVIRANUS (335) hat hervorgehoben, daß hier keine Atembewegungen vorkommen, es sei, daß sich die „Kiemendeckel" etwas heben und senken; J. MÜLLER beschreibt die Vorstülpung der Haut der Lunge (von dem Rande des Stigma entspringend) über die Oeffnung des Stigma, so daß das Stigma beim ersten Anblicke durch ein Häutchen geschlossen scheint; doch läßt sich das Häutchen durch leichtes schiefes Einblasen abheben und das Säckchen füllen (nicht leicht aber bei senkrechtem Einblasen). BLANCHARD (27) glaubt am lebenden Skorpione oft die dorsale Wand des Lungensackes in rhythmischer Verschiebung gesehen zu haben, so daß bei geöffnetem Stigma eine Ventilation bewerkstelligt wird; die Bewegungen schreibt er den dorsoventralen „piliers musculaires" des Abdomens zu, durch deren Tätigkeit die Exspiration, durch deren Erschlaffung die Inspiration zustande kommen soll; gleichzeitig sollen sich auch die Stigmen mehr oder minder schließen und öffnen. Aber PLATEAU (247) konnte bei mächtigen Tieren (*Androctonus occitanus*) weder am Tage noch in der Nacht, weder in der Ruhe noch in aufgeregtem Zustande irgendwelche rhythmische Bewegungserscheinungen beobachten, denen man eine Bedeutung für die Atemventilation beilegen könnte; es handelt sich höchstens um flüchtige Verschiebungen; nicht einmal durch graphische vergrößernde Einrichtungen ist es gelungen, irgend einen Atemrhythmus zu entdecken, auch die Projektionsmethode (s. p. 390) schlug fehl, bei der kleine Stäbchen, hinter dem Cephalothorax und am 5. und 7. Abdominalsegmente befestigt, stark vergrößert projiziert wurden. Die Stigmenöffnungen sollen gleichfalls in Ruhe verharren.

Die Pseudoscorpionideen (Afterskorpione) atmen durch (2 Paar) Tracheen. Nach STSCHELKANOWZEFF (322 a) weisen ihre

Stigmen (*Chermes*), von einer, wenn auch unvollständigen, Umrahmung aus dichterem Chitin eingefaßt, Verschlußapparate auf, welche durch eine Chitinverdickung der Stigmalkammer gebildet sind und einen Schließungs- sowie Oeffnungsmuskel besitzen (ähnlich wie es TICHOMIROFF bei *Bombyx mori* beschrieben hat); die größeren Tracheen zeichnen sich durch feine Querfaltung der Oberfläche aus; dort, wo das Büschel feiner Tracheen dem Stamme entspringt, kommt ein chitiniges Flechtwerk (zur Abwehr von Fremdkörpern) vor, und der nierenförmige Querschnitt der dickeren Stämme soll sich durch Muskelwirkung zum Kreise verändern lassen, so daß bei offenem Stigma die Luft von außen eingezogen, bei geschlossenem in die Tracheenbüschel eingepreßt werden kann.

Unter den Pseudoscorpionideen (PLATEAU) soll *Garypus Beauvoisi* SAV. eine echte Meeresform sein; außerdem werden noch andere *Garypus*-Arten als solche angeführt; *Obisium littorale* MON. lebt nach MONIEZ in Felsenlöchern im Tang und wird regelmäßig überflutet.

Die Phalangioideen (Afterspinnen) besitzen nach PLATEAU keine Atembewegungen (*Phalangium opilio*). Nach HANSEN (129) werden bei einigen an der Tibia jedes Beines zwei Stigmen mit je einer Atemkammer angetroffen (das distale versorgt hauptsächlich die Tibia und den Tarsus und steht mit dem übrigen Tracheensystem nur sekundär in Verbindung, während das proximale nur eine Oeffnung für die größere der beiden Haupttracheen des Beines zu sein scheint. „Vielleicht helfen sie dazu den abgeworfenen Beinen noch längere Zeit die Zuckungen zu ermöglichen“ [?]. (S. auch LAMY, 169.)

2. Sphaerogastres.

Bei den Sphaerogastres oder Araneen (Weberspinnen) kommen Lungen sowie Tracheenbüschel vor; die Tetrapneumones besitzen zwei Paar Tracheenlungen, welche an der Basis des Abdomens mit zwei Paar Stigmen münden; die Dipneumones haben nur ein (proximales) Paar von Lungen und ein Paar Tracheenbüschel (selten nur Tracheenbüschel), bei den Tetrasticten münden die letzteren an Stelle des distalen Lungenpaares der Tetrapneumones, bei den Tristicten gemeinschaftlich mit einem einzigen Stigma vor den Spinndrüsen.

Die älteren Beobachter (LISTER, SWAMMERDAM, SORG, TREVIRANUS, STRAUS-DÜRCKHEIM, AUDOUIN, WALCKENAUER, DUGÈS, BRANDT, WASMANN, KESSLER, BLANCHARD) erwähnen gar nichts über das Vorkommen von Atembewegungen bei den Spinnen; einige haben verschiedene Hypothesen über ihre Atemventilation ausgesprochen, auf Grund der anatomischen Verhältnisse: so geben z. B. SIMON und LEBERT nach PLATEAU (248) an, daß gewisse zwischen den Wänden des Pericardialsinus und der zirkumpulmonären Blutsäcke liegende Muskeln die Luftbewegung in den Tracheenlungen beeinflussen (ähnlich wie andere von BLANCHARD beschriebene Muskeln bei den Skorpionen); aber nach PLATEAU dienen diese Muskeln nur der Förderung der Zirkulation. MENGE (nach BERTKAU, 24) bemerkt ausdrücklich, daß man weder den Aus- noch Eintritt von Luft wahrnehme, wenn man bei lebendigen Tieren den Spalt mit Wasser befeuchtet, und ebensowenig eine (wohl dyspnoische) Bewegung bei Spinnen, die eine Zeitlang wie tot im Wasser gelegen haben und sich nun an der Luft allmählich erholen; er zweifelt deshalb überhaupt an der „angeblichen“ Respiration. Nach PLATEAU soll schon früher

(1810) MEHES die Frage der Atembewegungen der Spinnen in Angriff genommen haben, ohne irgendwelche positiven Resultate. Nachher hat BERTKAU über zweierlei Muskeln (an der Außenseite der Hautvertiefung, in der der Luftsack liegt, und in der Mitte zwischen den beiden Stigmen) berichtet; er findet die Abwesenheit äußerlich auffälliger Atembewegungen, welche in periodischen Stößen vor sich gingen, aus dem Baue der Atemorgane erklärlich, im Hinblick auf die Enge der Lungenfächer; nichtsdestoweniger müssen die sehr kräftigen an dem verbindenden Gange und an dem Rande der Körperhaut angebrachten Muskeln bei ihrer Zusammenziehung den Lungensack ausdehnen und zugleich eine Erweiterung der zu den Lungenfächern führenden Spalten herbeiführen: die atmosphärische Luft füllt dann den Luftsack und die einzelnen Fächer vollständig an.

SCHIMKEWITSCH (295) hat weder die von BERTKAU noch die von KESSLER beschriebenen zur Lunge sich begebenden Muskeln von *Epeira* gefunden, aber andere sichergestellt: zwei davon heften sich an den vorderen Rand des Stigma an, der dritte befindet sich „près de l'angle antéro-intérieur du poumon"; seiner Vermutung nach ist die Lunge bei der Inspiration offen und „l'air s'y introduise naturellement", wonach durch die Muskeltätigkeit die vordere Wand der Lungenhöhle sich abhebt und zur hinteren Wand vorschiebt, um die Oeffnungen der Lungen zu verschließen: dann wird durch die Tätigkeit der longitudinalen Abdominalmuskeln und wahrscheinlich des erwähnten dritten Muskels die Lungenhöhle zusammengepreßt und so die Luft zwischen die Lungenblättchen eingepreßt. Die Exspiration könnte durch die Retraktion der dorsoventralen Abdominalmuskeln (bei geöffneten Stigmen) gefördert werden. Im weiteren spricht er von den Muskelfasern, welche von einem chitinösen Ausläufer des Tracheenstammes zum Tegumente (beim hinteren Stigmenrande) verlaufen und bei ihrer Kontraktion die senkrecht abgeplatteten Tracheen völlig verschließen sollen. — Auch SCHNEIDER (310) hat auf Grund von morphologischen Untersuchungen über die Atembewegungen der Spinnen geurteilt: er läßt das Herz die mit ihm durch Ligamente verbundenen Lungen beeinflussen, wie er auch den Abdominalmuskeln überhaupt eine solche respiratorische Nebeneinwirkung zuschreibt. — Doch direkte positive physiologische Untersuchungen liegen darüber nicht vor. HUXLEYS Angaben [s. GRIFFITH (114), p. 229] über die Ventilation der Luftsäcke durch die vertikal und longitudinal angeordnete Körpermuskulatur, sowie über ihre Regulation durch spezielle an den Mündungen angebrachte Muskeln scheint nur als auf morphologischen Daten beruhende Ansicht ausgesprochen zu sein.

PLATEAU (248) hat an *Epeira diadema*, *Tegenaria domestica* und *Meta segmentata* Untersuchungen angestellt, indem er die Tiere an sämtlichen Beinen fixierte; nicht einmal mittels Projektionsvergrößerung oder unter der Lupe konnte er irgendwelche Bewegungen an den Stigmen oder an der dorsalen oder ventralen Partie des Abdomens wahrnehmen; es kommen nur regelmäßige Oscillationen der Palpen und des Abdomens (z. B. etwa 130 in einer Minute bei *Tegenaria*, 147 bei *Meta*, ihre höchste Exkursion beträgt $^{1}/_{7}$ mm) vor; auch die Stigmenwarzen weisen rhythmische Bewegungen auf, indem sie sich nähern und wieder entfernen, aber das Volumen des Abdomens bleibt unverändert.

Man könnte an intrapulmonale Bewegungen denken, durch welche die Ventilation der Spinnenlunge vollführt würde. Tatsächlich haben einige Autoren Muskelelemente in den Tracheenlungen beschrieben; MAC LEOD (191) z. B. führt an,

daß jedes Lungenblättchen aus zwei durch Säulchen voneinander gehaltenen Häutchen besteht und daß in diesen Säulchen Muskelfasern vorkommen; ähnliche Stränge sollen auch die Blättchen an die Körperwand und benachbarte Organe anheften. An Präparaten werden die betreffenden Säulchen mehr oder minder verkürzt gefunden, was der Autor als fixierte Kontraktionswelle zu deuten geneigt ist; durch die Tätigkeit der Muskelsäulchen würde zugleich das Blut zwischen den Blättchen ausgepreßt und die Luftmenge vergrößert. Doch die späteren Forscher leugnen die Muskelnatur der Säulchen (z. B. LOCY, 181). BERTEAUX (23) erkennt ebenfalls ihre muskuläre Natur nicht an, doch hält er sie (auf Grund ihrer Form auf Schnitten) für kontraktil und meint, daß auch die Hypodermiszellen der Lamellen (amöboid) beweglich sind; allerdings würde die Verkürzung dieser Pfeiler nur die Blutzirkulation in gewissem Grade regeln können, aber für die Luftventilation der Kammern ungenügend sein; er glaubt, daß irgendwelche andere Muskelkräfte die Erneuerung der Luft in den Fächertracheen besorgen müssen, ebenso wie in den Röhrentracheen der Spinnen (wo von solchen „Pfeilern" keine Rede ist).

Ueber die von RUCKER angegebenen Bewegungserscheinungen an Lungensäcken von *Koenenia* siehe oben: HANSEN leugnet überhaupt die respiratorische Bedeutung dieser „Abdominalsäcke", sowie das Vorkommen von Rückziehmuskeln an denselben; von den 6 *Koenenia*-Arten finden sie sich nur bei 2, *K. Wheeleri* und *chilensis*.

Die Stigmenöffnungen sind andauernd geöffnet, und ihre Lippen werden nicht einmal durch Reizsubstanzen (Tabakrauch u. ä.) zu Bewegungen veranlaßt.

Das Leben der im Wasser lebenden Araneen, deren vorzüglicher Repräsentant unsere Silberspinne, *Argyroneta aquatica*, ist, hat zahlreiche Naturfreunde und Fachmänner zu eingehendem Studium verlockt. Unter anderen hat schon TREVIRANUS (332) versucht, die Art der Entstehung ihres silberglänzenden Luftgewandes zu beleuchten: „ich sah immer am Körper eine Luftblase, wenn ich sie unter Wasser brachte, ohne daß sie zur Bildung der Blase etwas beitrug". Nach Zerdrücken der Brust bedeckte sich der Hinterleib nach wie vor mit Luft, tauchte aber, wenn er ihn niederdrückte, immer wieder auf. Als er die Haare mit Weingeist bestrichen hatte, sank die Spinne im Wasser ohne Luftblase unter und gewann diese nicht wieder. Es folgt hieraus, daß „die Wasserspinne sich nicht willkürlich mit Luft bedeckt; daß nicht bloß der dichte Haarpelz ihres Hinterleibes die Ursache des Luftüberzugs ist, sondern daß die Haare einen gewissen Stoff ausdünsten oder mit einer Materie überzogen seyn müssen, wodurch das Wasser von den Zwischenräumen derselben abgehalten wird, und daß das Tier sich, wenn es mit Luft bedeckt ist, nur durch Anhalten vermittels der Füße unter dem Wasser behaupten kann." Das ganze Abdomen und die ventrale Fläche des Cephalothorax ist mit feinen Haaren bedeckt, welche die Luftschicht binden (PLATEAU). Bei den Männchen hat das Luftkleid eine andere Gestalt als bei den Weibchen, indem der Vorderteil der dorsalen Abdomenfläche davon nicht bedeckt sein soll (WAGNER, 354). Es läßt sich ganz auffällig beobachten, wie die Spinne beim Untertauchen das Abdomen mit einer sichtlichen Gewalt ruckweise unter die Wasseroberfläche bringt, sowie daß sie dazu eine Stütze für die Beine braucht. Hält man die Spinne längere Zeit ohne Wasser in Berührung mit Gras usw. (z. B. während des Transportes), so wird oft, durch Beschädigung des Haargewandes, die Bildung eines zusammenhängenden Luftüberzuges gestört, und solche Tiere sterben gewöhnlich, in Wasser übergeführt, früher oder später; ist die Beschädigung kleiner, so läßt sich durch Halten der Tiere in der Luft nach einiger Zeit dieselbe zuweilen reparieren. — Ueber das Verhalten bei dem Baue der Glocke siehe z. B. schon in KIRBY und SPENCE (152, p. 267).

Das „Luftschloß" oder die „Taucherglocke" der Silberspinne wird zwischen den Pflanzenteilen durch die Sekretfäden am Aufsteigen zur Wasseroberfläche verhindert. Die Füllung mit Luft geschieht durch wiederholtes rasches Schöpfen an der Wasseroberfläche, zu welcher das Tier wohl immer mit geringerer Luftmenge zurückkehren

muß, als diejenige war, welche sie heruntergerissen hatte; nach LAMPERT (167) dient die Ausbreitung der Spinnwarzen an dem Wasserspiegel zur Vergrößerung der den Hinterleib umgebenden Luftblase. — Das ausgiebige Luftschöpfen behufs Füllung des Gehäuses geschieht nach unserer Beobachtung auf die Weise, daß das Tier den über die Wasseroberfläche ragenden Hinterleib plötzlich untertaucht: je schneller dies geschieht, eine um so größere Luftblase haftet daran (oft wird so viel Luft hinabgeholt, daß sich eine länglich ausgezogene Luftblase von der am Leibe haftenden Luftschicht deutlich absetzt und sich abzutrennen droht; das Tier steckt den Körper in sein Gehäuse und zieht nun den Hinterkörper sachte wieder heraus, so daß ein Teil der geschöpften Luft im Neste zurückbleibt; danach wiederholt sich das Manöver von neuem (s. auch WARBURTON, 358).

Der Gaswechsel, welcher zwischen dem Inhalte der Glocke und der im Wasser gelösten Luft immerwährend vor sich geht, sorgt für die weitere Ventilation des Gehäuses. — Die Spinne füllt, wie wir durch spezielle Versuche sichergestellt haben, auch aus der Wasserstoffatmosphäre ihre Glocke an.

S. auch POUJADE (260) und PLATEAU (245, 249a).

Eine Meerspinne, von ihm *Desidiopsis Racovitzai* genannt, hat FAGE (87) nach Art der Gattung *Desis* (s. z. B. POCOCK, 250) leben sehen; sie wohnt in den von Lithodomen gebauten Löchern, in alten Schalen, Felsenspalten usw. nahe dem Wasserspiegel in einer Art von U-förmiger Glocke, zu der ein enger lateraler Gang führt; sie hält sich am Boden derselben auf; gekreuzte Fäden hindern den Eintritt von Wasser, welches bei der Brandung das Gehäuse bedeckt. Das Tier kann lange Zeit im Wasser bleiben nur mit einem Luftüberzug am Abdomen und taucht auch spontan unter, vermag aber nicht, wie es bei *Argyroneta* der Fall ist, frei zu schwimmen, sondern bleibt nur untergetaucht, wenn es mit den Beinen an die feste Unterlage angeklammert ist; ihr Versteck verläßt die Spinne nur bei ruhigem Wetter. Sie spinnt unter Wasser keine Fäden. Schnell läuft sie über den Wasserspiegel; in der Ruhe hängt ihr Abdomen herab, mit dem Cephalothorax fast einen rechten Winkel bildend: dabei befindet sich das Stigma außerhalb des Wassers.

Eine der *Argyroneta* ähnliche Lebensweise weist die in der See lebende, sonst aber im System weit von ihr entfernte Spinne *Robsonia marina* HECTOR (Agelenide) auf, die in den der Ebbe und Flut unterworfenen Sümpfen auf Neu-Seeland lebt und ihr Nest in den zahlreichen *Lithodomus*-Höhlen baut; über der Mündung der Höhle webt sie ein wasserdicht schließendes Netz (CAMBRIDGE, 38). — MONTGOMERY (216) berichtet über die Lebensweise von *Grammonota inornata* (das Tier kann bis 16 Stunden unter Wasser bleiben).

3. Acarinen.

Die Acarinen (Milben) atmen vermittels der Tracheen, aber bei vielen von ihnen ist bei der Kleinheit des Körpers und bei der völlig parasitischen Lebensweise gleichzeitig mit der allgemeinen Vereinfachung ihrer Organisation nur diffuse Hautatmung vorhanden (zuweilen wird auch der Darmatmung eine gewisse Bedeutung einzuräumen sein). Nach HALLER (125) soll bei den Hydrachniden die Hautatmung auch durch eine große Menge von feinen Hauttracheen besorgt werden, die in der Haut blind endigen und durch Poren (? Ref.) nach außen münden.

Wir können nicht auf die sehr verschiedenartige Anordnung der Tracheen, auf die Zahl der Stigmen, ihre Lage usw. eingehen; die Struktur der Tracheen ist ebenfalls verschiedenartig, neben primitiver Entwicklung derselben werden hochdifferenzierte, mit Spiralfäden, ähnlich wie bei den höheren Tracheaten, ausgestattete Luftröhren angetroffen; die Stigmenmechanismen und die Atemmuskel-

einrichtungen werden aber wahrscheinlich unvollkommen sein, worüber ich aber in der bisher durchgesehenen Literatur wenig gefunden habe.

Dujardin (76) hat sich etwas eigentümliche Vorstellungen über die Tracheenventilation einiger (besonders Wasser-)Milben gebildet. Die Gattungen *Ixodes, Gamases, Chyletus* usw. besitzen zahlreiche Tracheen, die größeren davon mit Spiralfaden, auch einige Stigmen kommen vor, doch will er eigentliche Luftlöcher nur bei *Oribates* zwischen den zwei vorderen Extremitätenpaaren gesehen haben; außerdem berichtet er über „un système des trachées aboutissant à une bouche respiratoire située à la base des mandibules et servant uniquement à l'exspiration", während die „Aspiration" durch die ganze Haut vollzogen werden soll (er bringt hiermit die „poils plumeux" unter dem Tegumente in Beziehung). Gegen diese Ansicht führt Milne-Edwards (212a) an, daß die Sauerstoffabsorption durch die Haut ohne gleichzeitige Absonderung „eines Gases, wie der Kohlensäure", nicht vorstellbar ist; es läßt sich schwer begreifen, wie sich Milne-Edwards die Bedingtheit der Sauerstoffabsorption durch eine am selben Orte lokalisierte Kohlensäuresekretion denkt, jedenfalls könnten die beiden Vorgänge unabhängig, auch in lokaler Hinsicht differenziert vorkommen; doch Dujardins Ansicht ist zu flüchtig ausgesprochen, ohne nähere Begründung, obschon er eine interessante Beobachtung gemacht hat, um sogar das Vorkommen der angenommenen Exspirationsbewegungen zu zeigen. Bei *Trombidion* nämlich sieht man lebhafte Bewegungen der Mandibeln, als ob dadurch die Luftströmung im Atmungsapparat bewirkt werden sollte; legt man einen Wassertropfen auf die Respirationsöffnung, so wird derselbe zuweilen durch kleine Luftbläschen emporgehoben (das spaltförmige Loch hat zwei lippenartige Ränder, die Höhle kommuniziert mit zwei großen Tracheenstämmen, welche in einiger Entfernung plötzlich in viele Tracheentubulen zerfallen, die sich weiter ohne Verästelung im Körper verteilen). Man müßte die Beobachtung eingehender verfolgen (ob hier vielleicht nicht eine Regurgitation von in den Darm verschluckter Luft vorliegt; s. unten). Auch bei den Wassermilben (*Atax, Hydrachnes, Limnochares* usw.) soll ein ähnliches „Exspirationssystem" vorhanden sein, wobei der Autor besonders den *Limnochares* hervorhebt, welcher überhaupt den Boden nicht verläßt und nicht frei schwimmt, also in dem einzigen an der Basis des Rüssels liegenden Respirationsloche den Luftinhalt nicht erneuern kann. Bei den schwimmenden Gattungen soll die erwähnte subtegumentale Tracheeneinrichtung bei dem Wechsel des äußeren Mediums, ähnlich wie der Borstenbesatz der Beine, den Gaswechsel fördern. — Er macht auf die ungewöhnliche Schnelligkeit aufmerksam, mit der unmittelbar nach dem Tode der Gasinhalt der Tracheen verschwindet.

Die Meeresmilben, die Lohmann (182) als Halacaridae in die Nähe der Hydrachniden stellt, besitzen überhaupt keine Tracheen. — Unter den Oribatiden, deren Stigmen an der Basis der Beine und der Mandibeln liegen, fehlen nach Claparède und nach Michael die Tracheen bei *Hoplophora* gänzlich; die Hautatmung soll durch die (rhythmisch?) bewegliche Ventralplatte gefördert werden.

Ueber die Atmungsverhältnisse der Wassermilben hat dann van Vleet (349) in neuerer Zeit einige Untersuchungen angestellt: es sollen nach ihm vielleicht sämtliche Wassermilben ein geschlossenes Tracheensystem besitzen; bei *Limnochares holoserica* konnte er mit Bestimmtheit jeden Zusammenhang zwischen dem Stigma und den Tracheen ausschließen, denn die beiden Hauptstämme sind an das Chitin der sogenannten Luftkammer nur angeheftet, enden aber sonst in der Mitte derselben blind. Auch bei (dem frei schwimmenden) *Diplodontus despiciens* hat er ähnliches sichergestellt. Er hat dann diese beiden Arten zugleich mit den frei schwimmenden *Eylais extendens, Hydrachna, Limnesia, Curvipes, Atax, Arrhenurus* unter (mit Gaze bedeckter) Wasseroberfläche 5 Wochen hindurch am Leben gehalten; die letzteren atmen wohl durch die Haut, die ersteren durch eingeschlossenes Tracheensystem. — Viele parasitische Formen von *Atax* sowie gewisse Seewasser-

milben enthalten keine oder nur Spuren von Tracheen; und wo die Tracheen lufthaltig (schwarz) sind, wird die Luftkammer luftfrei gefunden, so z. B. ganz hell bei dem durchsichtigen *Atax crassipes.* Auch konnte der Autor niemals Luftblasen den Stigmen entströmen sehen.

Auch THOR (332) findet bei den prostigmatischen Acarinen *Erythraeus* und *Rhyncholophus* die Stigmen geschlossen, hält aber dafür, daß die Luft durch die dünne Chitinmembran eindringen kann; ähnlich wie DUJARDIN schreibt er den Bewegungen der Mandibeln eine Rolle bei der Beförderung des Tracheenluftinhaltes zu; doch im Gegensatze zu diesem Autor — und wohl mit weit größerer Wahrscheinlichkeit — stellt er sich vor, daß durch die Tracheen wesentlich die Sauerstoffeinfuhr besorgt wird, während die Kohlensäure durch die Haut abgegeben werden kann, was er auch auf *Trombidium* und andere Wassermilben ausdehnt. Als gleichsam niedrigere Stufe der Entwicklung der Atemventilation gilt ihm die Gattung *Smaris*, wo nur feine Tracheen, aber keine Stigmen und Tracheenstämme vorkommen, so daß auch die Sauerstoffzufuhr wesentlich durch die Haut zustande kommt.

Ein eigenartiges Luftatmungsorgan oder wenigstens „Luftreservoir" will THON (331) in einem eigentümlichen Säckchen erblicken, dessen „Stigma" etwas hinter dem eigentlichen (oberhalb der dritten Coxa liegenden) bei *Holothyrus* mündet; das Tier lebt unter faulen Palmenblättern in den Urwäldern der Inseln Mahé und Silhoutte; da (an dem konservierten Materiale) verschiedene Grade der Expansion des Organs vorkommen, glaubt der Autor, daß die spaltförmige „Stigmen"-Oeffnung verschlossen werden kann.

Nach BOURGUIGNON (zit. bei MILNE-EDWARDS, 212a) wird bei *Sarcoptes* unaufhörlich Luft verschluckt und die kleinen Luftblasen zirkulieren regelmäßig durch den Darmkanal.

Bei *Haemaphysalis punctata* wird nach NUTALL, COOPER und ROBINSON (236) die Luft wahrscheinlich durch die Poren des Porenfeldes, welches die zentrale „Macula" des Stigmas umgibt, eingezogen, indem der „Columellärmuskel" (nach der Columella genannnt, die an der zentralen Macula angebracht ist) durch seine Kontraktion das Atrium erweitert und vielleicht das seitlich von der Columella befindliche schlitzförmige Ostium schließt; dagegen würde die Exspiration in der Auspressung der Luft durch die Kontraktion der Leibesmuskulatur durch die Spirakelöffnung bestehen. Die kugelige Atemhöhle von *Ixodes ricinus* soll nach SAMSON durch die zwei Stigmen ventiliert werden, indem die dünne ventrale Wand des Atemraumes durch Blutdruck gegen die starre dorsale gepreßt wird, wogegen die Erweiterung durch drei eigene von der Haut ausgehende Muskeln erfolgt; NORDENSKIÖLD (234, 235) findet keine Schließer, beschreibt aber zwei Oeffner des Stigmas von *Ixodes reduvius* (s. auch GIROD, 107).

Von den Landacarinen werden nach PLATEAU (247) viele Arten mehr oder minder oft von hohem Wasser überflutet (s. auch MONIEZ, 214).

Literatur.

Arthropoden.

D. Tracheaten.

1. ***Alt, W.,*** *Ueber den Bau der Stigmen von Dytiscus marginalis. Zool. Anz., Bd. 34 (1909), p. 793.*

1a. — *Ueber das Respirationssystem von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 99 (1912), p. 357.*

1b. — *Ueber das Respirationssystem der Larve von Dytiscus marginalis L. Ebenda, p. 414.*

2. ***Annandale, N.***, *Notes on the fresh-water Fauna of India. N. III. An indian aquatic cockroach and beetle larva. Journ. Assoc. Soc. Beng., Vol. 2 (1906), p. 105, nach Ann. de Biol. lac., T. 2 (1907), p. 422.*
3. *— and **Paiva, Ch.**, N. VI. The life-history of an aquatic Weevil. Journ. Assoc. Soc. Beng., 1906, p. 197. (Neap. Jahrb.)*
4. ***Audouin***, *Observations sur un insecte qui passe une grande partie de sa vie sous la mer. Nouv. Ann. du Mus., T. 3 (1834), p. 117.*
5. ***Babák, E.***, *Untersuchungen über die Atemzentrentätigkeit bei den Insekten. I. Ueber die Physiologie der Atemzentren von Dytiscus, mit Bemerkungen über die Ventilation des Tracheensystems. Pflügers Arch., Bd. 147 (1912), p. 349.*
6. *— Zur Physiologie der Atmung bei Culex. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. 5 (1912), p. 81.*
7. *— und **Foustka, O.**, Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei den Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). Pflügers Arch., Bd. 119 (1907), p. 530.*
8. *— und **Roček, J.**, Ueber die Temperaturkoëffizienten des Atemrhythmus bei reicher und bei ungenügender Versorgung des Atemzentrums mit Sauerstoff. Ebenda, Bd. 130 (1909), p. 477.*
9. ***Balbiani***, *nach Kunckel d'Herculais, Du rôle de l'air dans le mécanisme physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les insectes orthoptères de la famille des Acridides. Compt. rend. Acad. Sc., T. 110 (1890), p. 807.*
10. ***Balfour-Browne, F.***, *On the life-history of Hydrobius fuscipes. Transact. Roy. Soc. Edinb., Vol. 47 (1909—10), p. 317 (ref. Ctbl. f. allg. u. exper. Biol.).*
11. ***Barlow, F.***, *Observations on the respiratory movements of insects. Philos. Transact., Vol. 145 (1855), P. 1, p. 139.*
12. ***Batelli, A.***, *Contribuzione all' anatomia ed alla fisiologia della larva dell' Eristalis tenax. Bull. Soc. Entomol. Ital., Vol. 9 (1879), p. 77.*
13. ***Baudelot, E.***, *De l'influence du système nerveux sur la respiration des insectes, Ann. d. Sc. nat., Sér. 5, Zool., T. 2 (1864), p. 45.*
14. ***Bauer, A.***, *Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 95 (1910), p. 594.*
15. ***Bengtsson, S.***, *Studier öfver Insektlarver. 1. Handl. Fysiogr. Sällsk. (nach Neap. Jahrb., 1897, p. 47).*
16. *— Ueber sogenannte Herzkörper bei Insektenlarven, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Blutgew. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 25, ref. Ill. Ztschr. f. Entomol., Bd. 5 (1900), p. 354.*
17. ***Bergmann-Leuckart***, *Vergleich. Anat. u. Physiol. d. Tierreiches, 1851.*
18. ***Berlese, A.***, *Osservazioni sulla anatomia del Gryllus campestris L. Atti Soc. Ven.-Trent. Padova, Vol. 7 (1882), p. 200. (Neap. Jahrb.)*
19. *— Monografia dei Myrientomata. Redia Firenze, Vol. 6 (1909), p. 1—182. (Neap. Jahrb.)*
20. *— Gli insetti, loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll' uomo, Vol. 1, Milano 1909.*
21. ***Bernhard, C.***, *Ueber die vivipare Ephemeride Cloëon dipterum. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907), p. 467.*
22. ***Bert, P.***, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*
23. ***Berteaux, L.***, *Le poumon des Arachnides. La Cellule, T. 5 (1890), p. 253.*
24. ***Bertkau, P.***, *Ueber die Respirationsorgane der Araneen. Arch. f. Naturgesch., Bd. 38 (1872), 1, p. 211.*
25. ***Bethe, A.***, *Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 68 (1897), p. 449.*
26. ***Blanchard, E.***, *Insectes in Cuviers Règne animal distribué d'après son organisation. Atlas, Part 1, Pl. 76, Paris 1849.*
27. *— L'organisation du règne animal. Arachnides, Paris 1851—59, p. 37.*
27a. ***Boas, J. E. V.***, *Ueber die Stigmen der Melolontha-Larve. Zool. Anz., Jahrg. 16 (1893).*
28. ***Börner, C.***, *Beiträge zur Morphologie der Arthropoden. 1. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, H. 42 (1904).*
29. ***Böving, A. G.***, *Natural History of the larvae of Donaciinae, Leipzig 1911.*
30. ***Brauer, F.***, *Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Stigmenplatten der Gastrus-Larven. Verhandl. d. k. k. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 13 (1863).*
31. ***Braxton-Guilbeau, H.***, *The origin and formations of the froth in spittle-insects. Amer. Natural., Vol. 42 (1908), p. 504.*
32. ***Brocher, F.***, *Observations biologiques sur quelques Diptères et Hyménoptères dits aquatiques. Ann. de Biol. lac., T. 4 (1910), p. 179.*

33. **Brocher, F.**, *Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. La Notonecte. Ebenda p. 9.*
34. **Bruner, L.**, *Synoptic list of Paraguayan Acrididae. Wash. D. C. Smiths. Inst. U. S. Nat. Mus. Proc., Vol. 30 (1906). (Nach Ztschr. f. Insektenbiol., Bd. 5 (1909), p. 139.)*
35. **Bueno della Torre, J. R.**, *Life-histories of North-American water-bugs. 1. and 2. Life-history of Ranatra quadridentata. Canad. Entomol., Vol. 38 (1906), p. 189. 242. (Neap. Jahrb.)*
36. **Burmeister, H.**, *Handbuch der Entomologie, Bd. 1 (1832), p. 419. — S. auch Poggendorfs Annalen, Bd. 18 (1836).*
37. **Burr, M.**, *Aquatic Orthoptera. Entomol. Record, Vol. 10 (1898). (Bibl.)*
38. **Cambridge, O. P.**, *On some new and rare spiders from New-Zealand with characters of four new genera. Proc. Zool. Soc. London, 1879, p. 681.*
39. **Camerano, L.**, *Osservazioni intorno ai movimenti ed ai muscoli respiratorii del torace dei Coleotteri. Atti R. Acad. Sc. Torino, Vol. 28 (1893), p. 590.*
40. — *Observations sur les mouvements et sur les muscles respiratoires du thorax des Coléoptères. Arch. Ital. de Biol., T. 19 (1893), p. 304.*
41. **Carlet, G.**, *Sur les muscles de l'abdomen de l'abeille. Compt. rend. Acad. Sc. Paris 1884.*
42. — *Note sur un mode nouveau de fermeture des trachées, „fermeture operculaire" chez les insectes. Ebenda, T. 107 (1888), p. 755.*
43. — *Sur les stigmates des Hyménoptères. Ebenda, T. 108 (1889), p. 862.*
44. **Causard, M.**, *Sur la respiration branchiale chez les Diplopodes. Compt. rend. Acad. Sc., 1899.*
45. — *Sur le rôle de l'air dans la dernière mue des nymphes aquatiques. Bull. Soc. Entomol. France, 1899, p. 258. (Nach dem Ref. in Ill. Ztschr. f. Entomol., Bd. 5 (1900), p. 106.)*
46. — *Recherches sur la respiration branchiale chez les Myriapodes diplopodes. Bull. Sc. France et Belg., T. 37 (1903).*
47. **Chalande, J.**, *Recherches anatomiques sur l'appareil respiratoire chez les Chilopodes. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, T. 19 (1885).*
48. — *Recherches sur le mécanisme de la respiration chez les Myriapodes. Compt. rend. Acad. Sc., T. 104 (1887), p. 126.*
49. **Cholodkowsky, N.**, *Ueber eine am Tracheensystem von Carabus vorkommende Tachina-Art. Zool. Anz., 1884, p. 316.*
50. **Chun, C.**, *Ueber den Bau, Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen der Insekten. Abhandl. d. Senckenb. Naturf. Ges. Frankfurt, Bd. 10 (1875), p. 27.*
51. **Comparetti**, *Observationes anatomicae de aure interna comparata, Pavia 1789, p. 290. Nach Milne-Edwards (212a) und Treviranus, Biologie, Bd. 4, p. 161.*
52. **Comstock, J. H.**, *Note on the respiration of aquatic bugs. Amer. Natural., Vol. 21 (1887), p. 577. (Neap. Jahrb.)*
52a. — *An aquatic noctuid larva. Papilio, Vol. 1 (1881). (Bibl.)*
53. **Contejean, Ch.**, *Sur la respiration de la Sauterelle. Compt. rend. Acad. Sc., T. 3 (1890), p. 361.*
54. **Dahl** *in Naturwiss. Wochenschr., 1905, p. 591.*
55. **Davenport, C. B.**, *The Collembola of Cold Spring Beach, with special reference to the movements of the Poduridae, Cold Spring Harbor. (Neap. Jahrb.)*
56. **De Geer, Ch.**, *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, 8 vol., 1752—1776.*
57. **Deibel, J.**, *Beiträge zur Kenntnis von Donacia und Macroplea unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 31 (1911), p. 106.*
58. **De Stefani Perez, T.**, *Osservazioni biologiche sopra un Braconide acquatico Giardinaia urinator et descrizione di due altri Imenotteri nuovi. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. etc., Bd. 15 (1902), p. 62.*
59. **Devaux, F.**, *in Bull. Soc. Philom., ref. nach Naturwiss. Rundschau, 7. Jahrg., sowie De l'asphyxie par submersion chez les animaux et les plantes. Compt. rend. Soc. Biol., (9) T. 3 (1891), p. 43.*
60. **Dewitz, H.**, *Entnehmen die Larven der Donacia vermittelst Stigmen oder Atemröhren den Lufträumen der Pflanzen die sauerstoffhaltige Luft? Berl. Entomol. Ztschr., 1888; Arch. f. Naturgesch., Bd. 55 (1889), 2, p. 200.*
61. — *Einige Beobachtungen betreffend das geschlossene Tracheensystem der Insektenlarven. Zool. Anz., Bd. 13 (1890), p. 500.*
62. **Diacenko, S.**, *Zur Kenntnis der Atemorgane der Bienen. Ann. Inst. Agron. Moskau, 1906, zit. nach Solowiow (316), p. 705.*

63. **Dogs, W.**, *Metamorphose der Respirationsorgane bei Nepa cinerea. Mitteil. Naturwiss. Vereins Neu-Vorpommern-Rügen, Jahrg. 40 (1909), p. 1.*
64. **Dönhoff, E.**, *Das Atmungszentrum der Honigbiene. Arch. f. Physiol., 1882, p. 162.*
65. **Dubois, R.**, *Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants. Les élatérides lumineux. Bull. Soc. Zool. France, Année 11 (1886), p. 1—275.*
66. — *Leçons de physiologie générale et comparée, Paris 1898, p. 370.*
67. **Dubois-Reymond, R.**, *Ueber die Atmung von Dytiscus marginalis. Verhandl. d. Berl. Physiol. Ges. Arch. f. Physiol., 1898, p. 378.*
68. **Dufour, L.**, *Recherches sur les Carabiques. Ann. d. Sc. nat., T. 8 (1826), p. 22.*
69. — *Études anatomiques et physiologiques sur les insectes diptères de la famille des pupipares. Ebenda, Sér. 3 T. 3 (1845), p. 49. 56.*
70. — *Sur la respiration branchiale des larves des grandes Libellules comparées à celle des poissons. Compt. rend. Acad. Sc., T. 26 (1848).*
71. — *Des divers modes de respiration aquatique dans les insectes. Ebenda, T. 29 (1849), p. 768.*
72. — *On the different modes of aquatic respiration in insects. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Ser. 2 Vol. 6 (1850), p. 112.*
73. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur les larves des Libellules. Ann. d. Sc. nat., Sér. 3 T. 17 (1852), p. 65.*
74. **Dugès, A.**, *Traité de physiologie comparée, T. 2, Montpellier 1838, p. 555.*
75. — *Sur une Scolopendre méxicaine. Ann. Soc. Entomol. Belg., T. 31; Compt. rend., T. 101 (1885); étrang. T. 4 (1833), p. 384.*
76. **Dujardin, F.**, *Prem. mémoire sur les Acariens et en particulier sur l'appareil respiratoire et sur les organes de la manduc. etc. Ann. d. Sc. nat., Sér. 3 T. 3 (1845), p. 5.*
77. **Dürken, B.**, *Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden mit Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 87 (1907), p. 435.*
78. **Dutrochet**, *Du mécanisme de la respiration des insectes. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique de végétaux et des animaux, T. 2, Paris 1837.*
79. **East, D.**, *Notes on the respiration of the dragon-fly nymphs. The Entomologist, Vol. 33 (1900). (Bibl.)*
80. **Eaton, A. E.**, *in Entomol. Monthly Mag., 1879, nach Neap. Jahrb., p. 593.*
81. — *Why are large Perlidae resident in Scotch but not in Swiss lakes? Entomol. Month. Mag., Vol. 5 (1893).*
82. **Enderlein, G.**, *Die Respirationsorgane der Gastriden. Sitz.-ber. d. k. k. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 108 (1899), 1, p. 235.*
83. — *Läusestudien. 5. Schuppen als sekundäre Atemorgane etc. Zool. Anz., Bd. 29 (1906), p. 659; Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 15 (1912), p. 561.*
84. **Ewing, H. Z.**, *The functions of the nervous system with special regard to respiration in Acrididae. Kansas Univ. Sc. Bull. Lawrence, Vol. 2 (1904), p. 305.*
85. **Eysell, A.**, *Beiträge zur Biologie der Stechmücken. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg., Bd. 2 (1907).*
86. **Fabre**, *Souvenirs entomologiques de France, Sér. 7, Paris 1900.*
87. **Fage, L.**, *Un nouveau type d'araignée marine en Méditerranée, Desidiopsis Racovitzai n. g. n. sp. Arch. de Zool. expér. et gén., Sér. 4 T. 9 (1908/9), p. 31.*
88. **Faivre, E.**, *De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytiques. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 4 T. 13 (1860), p. 326.*
89. — *De l'influence du système nerveux sur la respiration chez un insecte, le Dytiscus marginalis. Compt. rend. Acad. Sc., T. 80 (1875), p. 739.*
90. **Fiebrig, K.**, *Eine morphologisch und physiologisch interessante Dipterenlarve aus Paraguay. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 2 (1906), p. 316.*
91. **Fielde, A. M.**, *Observations on ants in their relation to temperature and to submergence. Biol. Bull. Woods Holl, Vol. 7, p. 170 u. 300. (Neap. Jahrb., 1904.)*
92. **Fischer, H.**, *Wasserraupen. Entomol. Ztschr., Bd. 21 (1907), p. 34.*
93. **Fletcher, T. B.**, *Cicindela biramosa. Spolia zeylanica, Bd. 17 (1907). (Zit. nach Arch. f. Naturgesch.)*
94. **Forel** *in Bull. de la Soc. Vaudoise des Sc. nat., T. 10 (1869), p. 343, nach Plateau (249).*
95. **v. Fricken**, *Ueber die Entwicklung, Atmung und Lebensweise der Gattung Hydrophilus. Tagebl. d. 60. Vers. D. Naturf. u. Aerzte 1887, Biol. Ctbl., 1887, p. 633.*
96. **Friedenreich, C. W.**, *Beiträge zur Kenntnis der Parnidenlarven. Stett. Entomol. Ztg., 1881, p. 104. (Neap. Jahrb.)*
97. **Frisch, J. L.**, *Beschreibung von allerley Insekten in Teutschland, 2. Teil, Berlin 1721.*

98. **Ganin**, *Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 19 (1869).*

99. **Gauckler, H.**, *Der Einfluß des Wassers auf die Raupen. Ill. Wochenschr. f. Entomol., Bd. 2 (1897), p. 295.*

100. **Gazagnaire, J.**, *Sur un prétendu nouveau type de tissu élastique. Compt. rend. Acad. Sc., T. 102 (1886), p. 150.*

101. **Gegenbaur, C.**, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 2, Leipzig 1901, p. 209.*

102. **Gerstaecker, A.**, *Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierr., Bd. 5 (1869—1879), 1. Abt., 1. Hälfte, p. 129.*

103. — *Ueber das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 24 (1874), p. 204.*

104. **Gervais, P.**, *nach Lucas, Histoire natur. des Arachnides et des Myriapodes. Hist. nat. des animaux articulés, T. 1, Paris 1840, p. 515.*

105. **Giacomini, E.**, *Contribuzione alla conoscenza sull' organizzazione interna e sullo sviluppo della Eristalis tenax L. Mem. Accad. med.-chir. Perugia, Vol. 12 (1900), p. 91. (Neap. Jahrb.)*

106. **Gilson, G.**, *and* **Sadones, J.**, *The larval gills of the Odonata. Linn. Soc. Journ. Zool., Vol. 25 (1896), p. 413.*

107. **Girod, P.**, *Recherches sur la respiration des Hydrachnides parasites. Assoc. franç. Avanc. Sc. 22. Sess. Besançon 1893.*

108. **Gonin, J.**, *Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères. Bull. Soc. Vaud. Lausanne, (3) T. 31 (1895), p. 89. (Neap. Jahrb.)*

109. **Graber, V.**, *Die Insekten. 1. Teil: Der Organismus der Insekten, München 1877, p. 351.*

110. — *Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 20 (1882), p. 506; Bd. 21 (1882), p. 65.*

111. **Gratacap, L. P.**, *Vitality of insects in gases. Amer. Natural., Vol. 76 (Bibl.)*

112. **Griffini, A.**, *Quelques expériences sur la résistance à la submersion chez Hydrous flavipes. Miscell. entomol., T. 3 (1895).*

113. — *Observations sur le vol de quelques Dytiscides et sur les phénomènes qui le précèdent. Arch. Ital. de Biol., T. 26 (1896), p. 326.*

114. **Griffith, A. B.**, *The physiology of the invertebrata, London 1892.*

115. **Gruner, M.**, *Beiträge zur Frage des Aftersekretes der Schaumzikaden. Zool. Anz., Bd. 23 (1900), p. 431.*

116. **Guyot, J.**, *Contribution à l'étude des larves des Gastrophiles parasites. Arch. de Parasitol., T. 4 (1901).*

117. **Haase, E.**, *Das Rcspirationssystem der Symphylen und Chilopoden. Zool. Anz., Bd. 6 (1883), p. 15. Dasselbe in Schneiders Zool. Beitr., Bd. 1 (1884), p. 65.*

118. — *Die Stigmen der Scolopendriden. Zool. Anz., Bd. 10 (1887), p. 140.*

119. — *Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden. Morphol. Jahrb., Bd. 15 (1389), p. 331.*

120. **Hagemann, J.**, *Beiträge zur Kenntnis von Corixa. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 30 (1910), p. 373.*

121. **Hagen, H. A.**, *Beiträge zur Kenntnis des Tracheensystems der Libellulidenlarven. Zool. Anz., 1880, p. 157.*

122. — *Kiemenüberreste bei einer Libelle; glatte Muskelfasern bei den Insekten. Ebenda, p. 304.*

123. — *Einwürfe gegen Dr. Palméns Ansicht von der Entstehung des geschlossenen Tracheensystems. Ebenda, Bd. 4 (1881), p. 404.*

124. **Hall, T. H.**, *Dytiscus marginalis found in gas water. The Entomol. Month. Mag., Vol. 26 (1890), p. 110.*

125. **Haller, G.**, *Die Arten und Gattungen der Schweizer Hydrachnidenfauna. Mitteil. Naturwiss. Ges. Bern, 1881. (Neap. Jahrb.)*

126. **Hancock, J. L.**, *The Tettigidae of Ceylon. Spolia Zeylanica, Vol. 2 (1904), p. 7, nach Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 2 (1906), p. 29.*

127. **Handlirsch, A.**, *Wie viele Stigmen haben die Rhynchoten? Ein morphologischer Beitrag. Verhandl. d. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 49 (1900), p. 499.*

128. **Hansen, H. J.**, *zit. nach Neap. Jahrb., 1885, p. 148.*

129. — *Organs and characters in different orders of Arachnids. Entomol. Meddel. Kjøbenhavn, Bd. 4 (1893), p. 137. (Neap. Jahrb.)*

130. **Harper**, *zit. nach Zool. Jahresber. Neap., 1907, p. 69.*

130a. **Hasegawa, M.**, *Ueber das Verhalten verschiedener Wassertiere zum Sauerstoffgehalt des Wassers nebst Beobachtungen über die Bedeutung der Hautatmung bei Amphibien und Insekten. Arch. f. Hyg., Bd. 74 (1911), p. 194.*

131. **Hausmann, J. F. L.**, *De animalium exsangium respiratione commentatio, Hannoverae 1803 (zit. nach Plateau).*
132. **Headlee, J. T.**, *Blood-gills of Simulium pictipes. Amer. Natur., Vol. 40 (1906), p. 875; Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 5 (1909), p. 314.*
133. **Heinemann, C.**, *Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucuyos. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 27 (1886), p. 296.*
134. **Hermann, F.**, *Ein eigentümlicher Schutzapparat der Larve von Ctenophora atrata L. Mitteil. d. Münch. Entomol. Vereins, Bd. 4 (1880), p. 146. (Neap. Jahrb.)*
135. **Heymons, R. und H.**, *Die Entwicklungsgeschichte von Machilis. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges. 15. Vers. 1905, p. 123.*
136. — *Ueber einen Apparat zum Oeffnen der Eischalen bei den Pentatomiden. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 2 (1906), p. 78.*
137. **Hoppe, J.**, *Die Atmung von Notonecta glauca. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., Bd. 31 (1912), p. 189.*
138. **Howard, L. O.**, *Respiration in the Culicidae. Entomol. Record, Vol. 9. (Bibl.)*
139. **Hurst, C. H.**, *The pupal stage of Culex. Stud. Biol. Labor. Owen's Coll. Manchester, 1890, p. 47. (Neap. Jahrb.)*
140. **Hutchinson**, *Thorax in Todd's Cyclop. of Anat. and Physiol., Vol. 4, London 1852.*
141. **Huxley, T.**, *Anatomy of invertebrate animals, p. 437.*
141a. **Imms, A. D.**, *Anurida. Liverp. Mar. Biol. Comm. Mem. (Neap. Jahrb., 1906, p. 49.)*
141b. **Janda, V.**, *O regeneračních dějích u členovců. II. Odonata. Sitz.-ber. d. K. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag 1910, p. 31 (auch Zool. Anz., 1910).*
141c. **Janet, Ch.**, *Études sur les fourmis, les guêpes et les abeilles. N. 16. Limites morphologiques des anneaux postcéph. et muscles des anneaux postthor. chez la Myrmica rubra, Lille 1897, p. 36. (Neap. Jahrb.)*
141d. — *Anatomie du gaster de la Myrmica rufa, Paris 1902, p. 68. (Neap. Jahrb.)*
141e. — *Observations sur les fourmis, Limoges 1904, p. 68. (Ztschr. f. Insektenbiol., Bd. 1, p. 134.)*
141f. **Jaworowski, A.**, *Ueber die schlauchförmigen Anhänge bei den Nematocerenlarven. Kosmos, Lemberg, Jahrg. 10 (1885), p. 204. (Polnisch.)*
141g. **Johannsen, O. A.**, *Aquatic nematocerous Diptera. New York State Museum Bull. 68. Aquatic insects in N. Y. State, Albany 1903, p. 328.*
141h. **Joly, E., et Vayssière, A.**, *Sur le Prosopistoma punctifrons. Compt. rend. Acad. Sc., T. 87 (1887), p. 263.*
142. **Jordan, K.**, *Anatomie und Biologie der Physopoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, p. 541.*
143. **Joseph, G.**, *Anatomische und biologische Bemerkungen über Actora aestuum Meig., eine am Strande der Nordsee in Helgoland und Sylt einheimische Fliege. Zool. Anz., 1880, p. 251.*
144. **Jourdain, S.**, *Sur le Machilis maritima Latr. Compt. rend. Acad. Sc., T. 108 (1888), p. 623.*
145. **Jousset de Bellesme**, *Des phénomènes physiologiques de la métamorphose chez la Libellule déprimée, Paris 1878, p. 51.*
146. — *Phénomènes qui accompagnent la métamorphose chez la Libellule déprimée. Compt. rend. Acad. Sc., T. 85 (1887), p. 448.*
147. **Kammerer, P.**, *Symbiose zwischen Libellenlarven und Fadenalge. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 25 (1908), p. 52.*
148. **v. Kennel, J.**, *Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden, Dorpat 1891 (zit. nach Ziegler).*
149. **Kenyon, F. C.**, *The morphology and classification of the Pauropoda, with notes on the morphology af the Diplopoda. Tuft's Coll. Stud., No. 4, 77. (Neap. Jahrb., 1896, p. 45.)*
150. **de Kerville, Henri Gadeau**, *Physiological experiments upon Dytiscus marginalis Linn. The Entomologist, Vol. 32 (1899), p. 176.*
151. **King, J. J.**, *The Linnean order Neuroptera. Entomologist, Vol. 15 (1882), No. 25. (Neap. Jahrb.)*
152. **Kirby, W., and Spence, W.**, *An introduction to entomology, or elements of the natural history of insects, 7. ed., London 1858.*
153. **Kirkaldy, G. W.**, *A guide to the study of British water bugs (aquatic Rhynchota). Entomologist, Vol. 32 (1899), p. 200; Vol. 39 (1906), p. 81.*
154. **Klapálek, F.**, *Výzkum zvířeny ve vodách českých. I. Metamorfosa chrostíků. Archiv pro přír. výzkum Čech., Bd. 6 (1889), 3; II. Bd. 8 (1895), 6.*
155. **Koehler**, *Sur un Hémiptère marin Aëpophilus Bonnairei Sign. Compt. rend. Acad. Sc., T. 100 (1885), p. 126.*

156. **Kolbe, H. J.**, *Ueber altersschwache Käfer. Ill. Ztschr. f. Entomol., Bd. 5 (1900), p. 145.*
157. **Kraepelin, K.**, *Zur Anatomie und Physiologie des Rüssels von Musca. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 39 (1884).*
158. **Krancher, O.**, *Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 35 (1881), p. 505.*
159. **Kunckel d'Herculais, J.**, *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, Paris 1875, p. 77.*
160. — *Observations sur les mœurs et métamorphoses du Gymnosoma rotundatum L., Diptère de la famille des Muscides. Ann. Soc. Entomol. France, Sér. 5 T. 9 (1879), p. 349. (Neap. Jahrb., 1880.)*
161. — *Mécanique physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les insectes Orthoptères de la famille des Acridides. Compt. rend. Acad. Sc., T. 100 (1890), p. 657.*
162. — *Du rôle de l'air dans le mécanisme physiologique de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les insectes orthoptères de la famille des Acridides. Ebenda, p. 807.*
163. — *Mécanisme physiologique de la ponte chez les insects Orthoptères de la famille des Acridides. Rôle de l'air comme agent mécanique et fonctions multiples de l'armure génitale. Ebenda, T. 118, p. 244.*
164. **Kuwert, A.**, *Wahrnehmungen über Insektenentwicklung. Entomol. Nachr., 1879, p. 73.*
165. **Laboulbène**, *Histoire des métamorphoses de la Teichomyza fusca. Ann. Soc. Entomol. France, T. 7 (1867), p. 33 (nach Vogler).*
166. — *Observations physiologiques sur deux insectes diptères: Oestrus equi et Sepsis cynips. Bull. Soc. Entomol. France, 1896.*
167. **Lampert, K.**, *Das Leben der Binnengewässer, 1911.*
168. — *Verhalten niederer Tiere gegen Formalindämpfe. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 2 (1906), p. 12.*
169. **Lamy, E.**, *Respiration chez les Arachnides. Bull. Soc. Entomol. France, 1900, 1901. (Bibl.)*
169a. **Landois, H.**, *Der Stigmenverschluß bei den Lepidopteren. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1866, p. 41.*
170. — *Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 17 (1867), p. 133.*
171. — *und* **Thelen, W.**, *Der Tracheenverschluß bei Tenebrio molitor (Mehlwurm). Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1866, p. 391.*
172. — — *Die Ton- und Stimmapparate der Insekten in anatomisch-physiologischer und akustischer Beziehung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 17 (1867), p. 105.*
173. — — *Der Tracheenverschluß bei den Insekten. Ebenda, p. 192.*
174. **Landois, L.**, *Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 15 (1864).*
174a. **Lang, A.**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena 1894.*
175. **Langendorff, O.**, *Studien über die Innervation der Atembewegungen. VI. Mitteilung. Das Atemzentrum der Insekten. Arch. f. Physiol., 1883, p. 81.*
176. — *Zusätzliche Bemerkung zur 10. Mitteilung der Studien über die Innervation der Atembewegungen. Ebenda, 1888, p. 286.*
177. **Lauterborn, R.**, *Tracheenkiemen an den Beinen einer Perlidenlarve (Taeniopteryx nebulosa). Zool. Anz., Bd. 26 (1903), p. 637.*
178. — *Zur Kenntnis der Chironomus-Larven. Ebenda, Bd. 29 (1905), p. 207.*
179. **Lecaillon, A.**, *Sur les rapports de la larve et de la nymphe du cousin (Culex) avec le milieu ambiant. Bull. Soc. Philom. Paris, 1900. (Bibl.)*
180. **Leydig**, *Vom Bau des tierischen Körpers, Tübingen 1864, Bd. 1, p. 210.*
181. **Locy, W. A.**, *Observations on the development of Angelena naevia. Bull. of Mus. of comp. Zool. at Harv. Coll., Vol. 12 (1886). (Nach Plateau).*
182. **Lohmann, H.**, *Die Unterfamilie der Halacaridae Murr. und die Meeresmilben der Ostsee. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. etc., Bd. 4 (1889), p. 269.*
183. **Lubbock, J.**, *On two aquatic Hymenoptera, one which uses its wings in swimming. Transact. Linn. Soc. London, Vol. 24 (1863).*
184. **Lübben, H.**, *Die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 24 (1907), p. 71.*
185. — *Ueber die Lebensgewohnheiten von Cataclysta lemnata L. und einige biologische Beziehungen zwischen Pyraliden und Chiloniden. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 31 (1907), p. 174.*
186. **Lucas, H.**, *Note sur des larves d'un Diptère. Bull. Soc. Entomol. France, Sér. 5 T. 9 (1879). (Neap. Jahrb., 1880, p. 239.)*

187. **Luchsinger, B.**, *Weitere Versuche und Beiträge zur Lehre von den Rückenmarkszentren. Pflügers Arch., Bd. 22 (1880), p. 168.*
188. **Lyonet**, *Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois du saul, 1762.*
189. **Macgillivray, A. D.**, *Aquatic Chrysomelidae and a table of the families of Coleopterous larvae. New York State Mus. Bull. 68, Albany 1903, p. 288.*
190. **MacLachlan, R.**, *On the subaquatic habits of the imago of Stenopsyche (Trichopt.). Entomol. Month. Mag., Vol. 21 (1884). (Neap. Jahrb.)*
191. **Mac Leod, J.**, *Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. de Biol., T. 5 (1884).*
192. **Macloskie, G.**, *Pneumatic functions of insects. Psyche, Vol. 3 (1883), p. 375. (Neap. Jahrb.)*
193. **Marcell de Serres**, *Observations sur les usages du vaisseau dorsal. Mém. du Mus. d'Hist. nat. de Paris, T. 4 (1818), 5, p. 74.*
194. **Marchal, P.**, *Sur un nouvel Hyménoptère aquatique, Limnodytes gerriphagus. Ann. Soc. Entomol. France, T. 60 (1900); T. 69 (1901/2).*
195. **Marshall Hall**, *Neue Untersuchungen über das Nervensystem, 1844, p. 5; nach Müllers Arch., 1845, p. 2.*
196. **Martin, J.**, *Sur la respiration des larves des Libellules. Bull. Soc. Philom. Paris, (8) T. 4 (1892), p. 122.*
197. — *Modifications de l'appareil respiratoire de Nepa cinerea pendant le développement. Ebenda, T. 3 (1893).*
198. — *Origine et formation des faux stigmates chez les Nepidae. Bull. Mus. d'Hist. nat. Paris, T. 110 (1895).*
199. **Matula, J.**, *Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems bei Insekten. Pflügers Arch., Bd. 138 (1911), p. 388.*
200. **Maurice, Ch.**, *Des larves aquatiques dans les différentes groupes de Lépidoptères. Bull. Sc. Dép. du Nord, 1881. (Bibl.)*
201. **de Meijere, J. C. H.**, *Ueber zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven. Tijdschr. Entomol., Bd. 38 (1895). (Neap. Jahrb., 1896, p. 60.)*
202. — *Ueber die Larve von Lonchoptera. Ein Beitrag zur Kenntnis der cyclorrhaphen Dipterenlarven. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 14 (1900), p. 95.*
203. — *Ueber die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 15 (1902), p. 623.*
204. **Meinert, F.**, *Spirakelpladen hos Scarabae-Larverne. Vid. Meddel. Nat. For. Kjøbenhavn, Aarg. 3 (1882), p. 289. (Neap. Jahrb.)*
205. — *Vandlöberne, Hydrometridae, deres Färden og Leven. Entomol. Meddel. Kjøbenhavn, Bd. 1 (1887), p. 81. (Neap. Jahrb.)*
206. — *Sideorganerne hos Scarabae-Larverne. Danske Vid. Sels. Skr., Bd. 8 (1895), 72, p. 69. (Neap. Jahrb.)*
207. **Miall, L. C.**, *The natural history of aquatic insects, London 1903.*
208. — *and* **Denny, A.**, *Studies on the comparative anatomy. 3. The structure and life-history of the Cockroach (Periplaneta orientalis), an introduction to the study of insects, London and Leeds 1886, p. 224.*
209. — *and* **Shelford, R.**, *The structure and life-history of Phalacrocera replicata. Trans. Entomol. Soc. London, 1897, p. 793. (Neap. Jahrb.)*
210. **Michael, A. D.**, *Observations on the anatomy of the Oribatidae. Journ. Roy. Microsc. Soc., (2) Vol. 3 (1883), p. 1—25. (Neap. Jahrb.)*
211. — *British Oribatidae. Lond. Ray Soc., Vol. 2 (1888), p. 337. (Neap. Jahrb.)*
212. **Miger, F.**, *Mémoire sur les larves des insectes. Métamorphoses des Hydrophiles. Ann. Mus. Hist. nat., T. 14, Paris 1809, p. 441.*
212a. **Milne Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2 (1857), p. 193.*
213. **Moldenhawer**, *zit. nach Burmeister, H., Handbuch der Entomologie, Bd. 1 (1832), p. 421.*
214. **Monier**, *Acariens et insectes marins des côtes du Boulonnais. Rev. biol. du Nord de la France, T. 2 (1889). (Neap. Jahrb.)*
215. — *Sur un Pseudoscorpion marin. Ebenda, p. 102.*
216. **Montgomery, T. H. jr.**, *Certain habits, particularly light-reactions of an littoral Aranea. Biol. Bull., Vol. 20 (1911), p. 71.*
217. **Morton, K. J.**, *Volontary submergence by the female of Phryganea. Entomol. Month. Mag., Vol. 19 (1882), 28. (Neap. Jahrb.)*
218. **Müggenburg, F. H.**, *Larven und Puppen von Cylindrotoma glabrata Meig., ein Beitrag zur Kenntnis der Tipuliden. Arch. f. Naturgesch., Bd. 67 (1901), p. 169.*
219. **Müller, F.**, *Mitteilungen über Phryganiden. Zool. Anz., Bd. 2 (1879), p. 283.*

220. **Müller, F.**, *Ueber die von den Trichopterenlarven der Provinz Santa Catharina verfertigten Gehäuse. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 35 (1881).*
221. — *Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd tätigen Atemwerkzeugen. Entomol. Nachr., Jahrg. 14 (1888), p. 259.*
222. **Müller, G. W.**, *Ueber einige im Wasser lebende Schmetterlingsraupen Brasiliens. Arch. f. Naturgesch., Bd. 51 (1884), 1, p. 201.*
223. — *Beobachtungen an im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 6 (1892), p. 617.*
224. **Müller, J.**, *Beiträge zur Anatomie des Scorpions. Meckels Arch. f. Anat. u. Physiol., 1828, p. 39.*
225. **Needham, J. G.**, *Food of brook trout in bone pond. New York State Mus. Bull. 68, Aquatic insects in New York State, Albany 1903, p. 208.*
226. — *Some new life histories of Diptera. Ebenda, p. 279.*
227. **Newport, G.**, *On the respiration of insects. Philos. Transact., 1836, Part 2, p. 529.*
228. — *On the temperature of insects and its connexion with the functions of respiration and circulation in this class of invertebrated animals. Ebenda, 1837, p. 259.*
229. — *On the anatomy and affinities of Pteronarcys regalis. Transact. of the Linnean Society, Vol. 20 (1851), p. 425.*
230. — *On the formation and use of the air-sacs and dilated tracheae in insects. Ebenda, p. 419.*
231. **Nielsen, J. C.**, *zit. nach Neap. Jahrb., 1909, p. 94.*
232. **Nigmann, M.**, *Anatomie und Biologie von Acentropus niveus. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. etc., Bd. 26 (1908), p. 489.*
233. **Nitzsch, Ch. L.**, *Ueber das Atmen der Hydrophilen. Arch. f. Physiol. Reil u. Autenrieth, Bd. 10 (1811), p. 440.*
234. **Nordenskiöld, E.**, *Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden, Helsingfors 1898, p. 75. (Neap. Jahrb.)*
235. — *Zur Anatomie und Histologie von Ixodes reduvius. Zool. Jahrb., Bd. 27 (1909), p. 449.*
236. **Nuttall, G. H. F., Cooper, W. F.,** *and* **Robinson, L. E.**, *On the structure of the spiracles of a tick Haemophysalis punctata. Parasitology Cambridge, Vol. 1 (1908), p. 347. (Neap. Jahrb.)*
237. **Oustalet, E.**, *Note sur la respiration chez les nymphes des Libellules. Ann. d. Sc. nat., T. 11 (1869), p. 370.*
238. **Packard, A. S.**, *Habits of an aquatic pyralid caterpillar. Amer. Natur., Vol. 18 (1884), p. 824.*
239. **Pagenstecher,** *Allgemeine Zoologie, Bd. 2.*
240. **Palmén, J. A.**, *Zur Morphologie des Tracheensystems. Mit 2 lithogr. Tafeln. Leipzig 1877.*
241. **Pantel, J.**, *Sur quelques détails de l'appareil respiratoire et de ses annexes dans les larves des Muscides. Bull. Soc. Entomol. France, 1901, p. 57. (Neap. Jahrb., 1901.)*
242. — *A propos de la vésicule anale chez les larves des Diptères cycloraphes. Ebenda, p. 168. (Neap. Jahrb., 1901.)*
243. **Petri, L.**, *Osservazioni sopra gli stigmi della Sericaria mori. Bull. Soc. Entomol. Ital., Anno 33 (1901), p. 89. (Neap. Jahrb.)*
244. **Plateau, E.**, *Observations sur une grande Scolopendre vivante. Ann. Soc. Entomol. Belg., T. 31; Compt. rend., T. 70 (1887).*
245. **Plateau, F.**, *Observations sur l'Argyronète aquatique. Bull. Acad. Roy. Belg., Sér. 2 T. 23 (1867), p. 96.*
246. — *Recherches physiologiques sur les articulés aquatiques. Part. I. Mém. cour. et Mém. des sav. étrang. publ. par l'Acad. Roy. de Belg., T. 36 (1870), p. 6. Part II. Bull. Acad. Roy. Belg., 1872. (Bibl.)*
247. — *Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des insectes. Bull. Acad. Roy. Belg., T. 3 (1882), p. 727.*
248. — *De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. Arch. de Biol., T. 7 (1887), p. 331.*
249. — *Les Myriapodes marins et la résistance des Arthropodes à respiration aérienne à la submersion. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Année 26 (1890), p. 236.*
249a. — *Arachnides. Dict. de physiol. Richet, T. 1 (1885), p. 644.*
250. **Pocock, R. J.**, *On the marine spiders of the genus Desis. Proc. Zool. Soc. London, Vol. 2 (1902), p. 98.*
251. **Poletajewa, O.**, *Quelques mots sur les organs respiratoires des larves des Odonates. Horae Soc. Entomol. Ross., T. 15 (1880). (Bibl.)*

252. **Porta, A.**, *Ricerche sull' Aphrophora spumaria L. Rend. Ist. Lomb., Vol. 33 (1900), p. 920.*
253. — *La secrezione della spuma nella Aphrophora. Monit. Zool. Ital., Anno 12 (1901) p. 57. (Neap. Jahrb.)*
254. **Portier, P.**, *Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques. III. Etudes sur la respiration. Mécanisme qui s'oppose à la pénétration de l'eau dans le système trach. Compt. rend. Soc. Biol., T. 61 (1909), 1, p. 422.*
255. — *Idem. IV. Généralité du mécanisme de fermeture de l'appareil trach. Ebenda, p. 452.*
256. — *Idem. V. Action des corps gras sur l'appareil stigmatique. Mécanismes de la lutte des larves aquatiques contre les phénomènes d'asphyxie. Ebenda, p. 424.*
257. — *Idem. VI. Sort des corps gras introduits dans les trachées. Pénétration des particules solides dans l'appareil respiratoire. Conséquence de ces faits touchant le mode d'infection des insectes aquatiques et les procédés de déstruction de ces animaux. Ebenda, p. 580.*
257a. — *Recherches physiologiques sur les insectes aquatiques, Paris 1912. (Nicht mehr im Texte benutzt.)*
258. — *Physiologie de l'appareil respiratoire des larves d'oestre. Compt. rend. Soc. Biol., T. 61 (1909), 2, p. 568.*
259. — *Déstruction des larves de Gastrophilus fondée sur la connaissance de la physiologie de leur appareil respiratoire. Ebenda, 1910, 1, p. 1056.*
260. **Poujade, G. A.**, *Nouvelles observations sur les mœurs de l'Argyroneta aquatica. Ann. Soc. Entomol. France, T. 8 (1888).*
261. **Purcell, W. F.**, *Development and origin of the respiratory organs in the Araneae. Quart. Journ. of microsc. Sc., (2) Vol. 54 (1909), p. 1—110. (Neap. Jahrb.)*
262. **Pütter, A.**, *Ernährung der Wassertiere, 1911, p. 70.*
263. **Rabes, O.**, *Ueber die Atemorgane der wasserbewohnenden Insekten und Insektenlarven. Prometheus, Bd. 16 (1905), p. 232.*
264. **Raschke, E. W.**, *Zur Anatomie und Histologie der Larve von Culex nemorosus. Zool. Anz., Bd. 10 (1887), p. 18.*
265. — *Die Larve von Culex nemorosus. Ein Beitrag zur Kenntnis der Insekten-Anatomie und -Histologie. Arch. f. Naturgesch., Bd. 53 (1887), p. 133.*
265a. **Rathke, H.**, *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Atemprozeß der Insekten. Schriften d. Phys.-ök. Ges. zu Königsberg, Jahrg. 1 (1861), p. 91.*
266. **Ratzeburg**, *Die Ichneumonen der Forstinsekten, 1844, p. 62.*
267. **Réaumur**, *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. 1, Mém. III. Des différentes parties des chenilles, 1734, p. 109.*
268. — *T. 1, Mém. IX. Idée générale des précautions et des industries employées par diverses espèces de chenilles pour se métamorphoser en chrysalides. Comment les chrysalides se tirent du fourreau de chenille et sur la respiration des chrysalides, p. 383.*
269. — *T. 2, Mém. X. Des chenilles aquatiques, 1736, p. 391.*
270. — *T. 4, Mém. VI. Des parties externes et des parties internes des mouches etc., 1738, p. 249.*
271. — *T. 4, Mém. XI. Des mouches à deux aisles qui ont l'air d'abeilles et de celles qui ont l'air des guespes et de fréslons, p. 439.*
272. — *T. 4, Mém. XII. Des mouches à deux aisles qui ont l'air de bourdons etc., p. 547.*
273. — *T. 6, Mém. XI. Des mouches à quatre aisles nommées Demoiselles, 1742.*
274. — *T. 6, Mém. XII. Des mouches appelées Ephémères, 1742.*
275. **Rebel, H.**, *Zur Kenntnis der Respirationsorgane wasserbewohnender Lepidopteren-Larven. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 12 (1899), p. 1—26.*
276. **Regen, J.**, *Untersuchungen über den Winterschlaf der Larven von Gryllus campestris L. Ein Beitrag zur Physiologie der Atmung und Pigmentbildung bei den Insekten. Zool. Anz., Bd. 30 (1906), p. 131.*
276a. — *Untersuchungen über die Atmung von Insekten unter Anwendung der graphischen Methode. Pflügers Arch., Bd. 138 (1911), p. 547.*
277. **Rengger, J. R.**, *Physiologische Untersuchungen über den tierischen Haushalt der Insekten, Tübingen 1817.*
278. **Reuter, O. M.**, *Études sur les Collemboles. Acta Soc. Sc. Fenn., T. 13, Helsingfors 1880. (Neap. Jahrb., p. 186.)*
279. **Riley, Ch. V.**, *On the larval characteristics of Corydalus and Chauliodes and on the development of Corydalus cornutus. Proc. of the Amer. Assoc. for the Adv. of Sc. 27. Meet. St. Louis, 1878. (Neap. Jahrb., 1879, p. 595.)*

280. **Roller, L. W.**, *Respiratory responses in the Grashopper to variations in pressure. Kansas Univ. Sc. Bull., Vol. 3 (1906), p. 211.*
281. **Rossi, G.**, *Sulla organizzazione dei Miriapodi. Ricerche Labor. Anat. Roma, Vol. 9, p. 5. (Neap. Jahrb., 1902, p. 44.)*
282. — *Sulla resistenza dei Miriapodi all' asfissia. Bull. Soc. Entomol. Ital., Vol. 33 (1901), p. 133. (Neap. Jahrb., 1902, p. 46.)*
283. — *Sulla respirazione cutanea e branchiale dei Diplopodi. Zool. Anz., Bd. 27 (1903), p. 150.*
284. **Roster, A.**, *Contributo all' anatomia ed alla biologia degli Odonati. Bull. Soc. Entomol. Ital., Anno 17, Firenze 1885, p. 256. (Nach Berlese.)*
285. **Roth, W.**, *Studien über die konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten. 2. Teil: Coleopteren. Internat. Rev. f. Hydrobiol., Bd. 2 (1909), p. 668.*
286. **Roubaud, E.**, *Branchies rectales chez les larves de Simulium damnosum Theob. Adaptation d'une larve de Simulie à la vie dans les ruisseaux de l'Afrique équatoriale. Compt. rend. Acad. Sc., T. 144 (1897), p. 716.*
287. **de Rougemont, P.**, *Helicopsyche sperata M'Lach, Neuchâtel 1879. (Neap. Jahrb.)*
288. **Rousseau, E.**, *Les Hyménoptères aquatiques. Ann. de Biol. lacustre, T. 2 (1907), p. 288.*
289. **Rucker, A.**, *The Texan Koenenia. Amer. Natural., Vol. 35 (1901), p. 615. (Neap. Jahrb.)*
290. **Sadones, J.**, *L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule, T. 2 (1896), p. 271.*
291. **Samson, K.**, *Zur Anatomie und Biologie von Ixodes ricinus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 93 (1908), p. 185.*
292. **Sanderson, E. D.**, *The larvae of Donacia piscatrix Lac. and crassipes Fab. Canad. Entomol., Vol. 32 (1900), p. 252. (Nach Macgillivray, 189, und Böving, 29.)*
292a. **Schäffer, C.**, *Wasserbewohnende Raupen. Verhandl. Naturwiss. Ver. Hamburg 1900, N. F. Bd. 8.*
293. **Scheiber, S. H.**, *Vergleichende Anatomie und Physiologie der Oestridenlarven. Respirationssystem. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 45 (1862).*
294. **Schenkling, J.**, *Im Wasser lebende Hymenopteren. Ill. Wochenschr. f. Entomol., Jahrg. 1 (1896).*
295. **Schimkewitsch, W.**, *Étude sur l'anatomie de l'Epéire. Ann. de Sc. nat., Zool., Sér. 6 T. 17 (1884), p. 62.*
296. **Schiodte, J. C.**, *Spiracula cribraria — os clausum: lidt om naturvidenskabelig Methode og Kritik. Nat. Tidsskrift, (3) Bd. 13, p. 427. (Neap. Jahrb., 1883.)*
297. **Schmidt-Schwedt, E.**, *Ueber die Atmung der Larve und Puppe von Donacia crassipes. Berl. Entomol. Ztschr., Bd. 31 (1887), p. 325.*
298. — *Kerfe und Kerflarven des süßen Wassers, besonders der stehenden Gewässer s. Zacharias.*
299. — *Noch einmal über die Atmung der Larven von Donacia crassipes. Berl. Entomol. Ztschr., Bd. 33 (1900), p. 299.*
300. **Schmidt, E.**, *Ueber Lippentaster bei Rhynchoten und über die systematische Beziehung der Nepiden und Belostomiden. Sitz.-ber. d. Ges. d. N. Fr. Berlin, Bd. 46 (1891). (Neap. Jahrb.)*
301. **Schneider, Aimé**, *Mélanges arachnologiques. Tabl. Zool. Poitiers, T. 2 (1892), p. 135. (Neap. Jahrb.)*
302. **Schneider, J.**, *Untersuchungen über die Tiefsee-Fauna des Bieler Sees mit besonderer Berücksichtigung der Biologie der Dipterenlarven der Grundfauna. Mitteil. d. Naturf. Ges. in Bern, 1904, p. 184.*
303. **Schouteden, H.**, *Haemonia vivant dans solution de formaline. Ann. Belg., T. 51 (1907), p. 299. (Bibl.)*
304. **Schwabe, J.**, *Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica, 1906, H. 50. (Neap. Jahrb.)*
305. **Schwartz, A.**, *Versuche über die Veränderungen der Reflexerregbarkeit Wirbelloser bei Sauerstoffmangel und Sauerstoffüberfluß. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 411.*
306. **Sedgwick, A.**, *On the origin of the metameric segmentation and some other morphological questions. Quart. Journ. microsc. Sc., (2) Vol. 24 (1884), p. 43.*
307. **Seurat, L. G.**, *Sur l'appareil respiratoire des larves des Hyménoptères entomophages. Compt. rend. Acad. Sc., T. 127 (1898).*
308. — *Contribution à l'étude des Hyménoptères entomophages. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 8 T. 10 (1899), p. 155.*

309. **Sharp, D.**, *Insects in Cambridge Natural History, London, Vol. 5 (1895), Vol. 6 (1899), p. 626.*

310. **Silfvenius, A. J.**, *Zur Kenntnis der Trichopterenfauna von Twärminne. Festschr. f. Palmén, Helsingfors 1905, nach Ztschr. f. Insektenbiol., Bd. 2 (1906), p. 27.*

311. — *Beobachtungen über die Oekologie der Trichopterenpuppen. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 2 (1906), p. 88.*

312. **Siltala, A. J.**, *Trichopterologische Untersuchungen. 2. Ueber die postembryonale Entwicklung der Trichopterenlarven. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. etc., Suppl. 9.*

313. **Sinclair, F. G. (Heathcote)**, *A new mode of respiration in the Myriapods. Phil. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. 183 (1892), p. 61.*

313a. — *Myriapods. The Cambr. Nat. History, Vol. 5 (1895).*

314. **Slingerland, M. V.**, *Formaldehyd as an insecticide. Entomol. News, 1906, p. 130.*

315. **Sograf, N.**, *Materialien zur Kenntnis der Embryonalentwicklung von Geophilus ferrug. und proximus. Nachr. d. Ges. d. Freunde d. Naturk., Anthropol. u. Ethnol. Moskau, Bd. 43. [Russ.] (Neap. Jahrb., 1888.)*

316. **Solowiow, P.**, *Zum Bau des Verschlußapparates der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz., Bd. 34 (1909), p. 708.*

317. — *Zur Frage der Reaktionsdauer bei Insekten auf normale Reize. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 5 (1909), p. 283.*

318. — *Zur Kenntnis des Baues der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz., Bd. 35 (1910), p. 577.*

318a. **Sörensen, W.**, *Sur la faculté des Condylopodes de fermer et d'ouvrir spontanément leurs trachées. Entomol. Tidsskr., 1887, p. 71. (Neap. Jahrb. und Böving, 29.) — Forelöbig Meddelelse om Spiraklerne hos Insekterne i Almindelighed og Scarabæerne i Særdeleshed m. m., Kjöbenhavn 1895, p. 71 (zit. nach Böving, 29).*

318b. **Sorg, W.**, *Disquitiones physiologicae circa respirationem insectorum etc., Rudolstadt 1805 (zit. nach Plateau).*

319. **Spallanzani, L.**, *Mémoire sur la respiration, trad. par J. Senebier, Genève 1803, p. 113.*

320. **Sternfeld, R.**, *Die Verkümmerung der Mundteile und der Funktionswechsel des Darmes bei den Ephemeriden. Zool. Jahrb., Abt. f. Morphol., Bd. 24, p. 415.*

321. **Straus-Durckheim**, *Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, Paris 1828.*

322. **Stschelkanowzeff, J. P.**, *Ueber die Atemweise der Hydrachniden. Zool. Anz., Bd. 19 (1896), p. 505.*

322a. — *Ueber den Bau der Respirationsorgane bei den Pseudoscorpioniden. Ebenda, Bd. 25 (1902), p. 126.*

323. **Suckow**, *Respiration der Insekten, insbesondere über die Darmrespiration der Aeschna grandis. Ztschr. f. org. Phys., Bd. 2 (1828), p. 24.*

324. **Šulc, K.**, *Ueber Respiration und Schaumproduktion der Schaumzikadenlarven (Aphrophorinae-Homoptera). Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 99 (1911), p. 147.*

325. **Taylor, T.**, *On the tracheal system of Simulium. Transact. Entomol. Soc. London, 1902, p. 701. (Neap. Jahrb.)*

326. **Thienemann, A.**, *Analkiemen bei den Larven von Glossosoma Boltoni Curt. und einigen Hydropsychiden. Zool. Anz., Bd. 27 (1904), p. 125.*

327. — *Putzapparate der Trichopterenpuppen. Ebenda, p. 724.*

328. — *Trichopterenstudien. Ztschr. f. Insektenbiol., Bd. 1 (1905), p. 290.*

329. — *Biologie der Trichopterenpuppe. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. etc., Bd. 22 (1905), p. 489.*

330. — *Larven und Puppen der Gattung Orthocladius. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 2 (1906), p. 146.*

331. **Thon, K.**, *Neue Luftorgane bei Milben. Zool. Anz., Bd. 28 (1905), p. 585.*

332. **Thor, S.**, *Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. Ann. d. Sc. nat., (8) T. 19 (1904), p. 1—190.*

333. **Tichomiroff, A.**, *Sitz.-ber. d. K. Ges. d. Freunde d. Naturwiss. in Moskau 1895, nach Berlese, 20, p. 839; Atlas f. d. Seidenbau nach Solowiow 316, p. 705.*

334. **Treviranus, G. R.**, *Biologie oder Philosophie der lebenden Natur, Bd. 4 (1814).*

335. — *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Tiere und Pflanzen, 1816.*

336. — *Das organische Leben, Bd. 1 (1831), p. 262.*

337. — *Beobachtungen aus der Zootomie und Physiologie, Bd. 1 (1839), p. 26.*

338. **Ulmer**, *Ueber die Metamorphose der Trichopteren. Abhandl. d. Naturwiss. Vereins Hamburg, Bd. 18 (1903).*

339. **Vauquelin, N. L.**, *Observations chimiques et physiologiques sur la respiration des insectes et des vers. Ann. de Chimie, T. 12 (1792), p. 273 (zit. nach Plateau).*

340. **Vayssières, A.**, *Recherches sur l'organisme des larves d'Éphémériens. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 6 T. 13 (1882), p. 1.*
341. — *Monographie zoologique et anatomique du genre Prosopistoma Latr. Ebenda, Sér. 7 T. 9 (1890), p. 19.*
342. **Verhoeff, K.**, *Ein Beitrag zur Kenntnis der Glomeriden. Verhandl. d. Naturwiss. Vereins Bonn, Jahrg. 52, p. 221. (Neap. Jahrb., 1896, p. 46.)*
343. — *Ueber die Coxalsäcke der Diplopoden und die phylogenetische Bedeutung der Colobognathen. Zool. Anz., Bd. 24 (1900), p. 601.*
344. — *Ueber die Entwicklungsstufen der Steinläufer (Lithobiiden) und Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. 8 (1905), p. 195.*
345. **Verson, E.**, *Der Bau der Stigmen bei Bombyx mori. Zool. Anz., Bd. 10 (1887), p. 561.*
346. — *Il meccanismo di chiusura negli stimmati di Bombyx mori. Atti Ist. Veneto Sc., 1887, p. 9. (Neap. Jahrb.)*
347. **Viallanes, H.**, *Sur un nouveau type du tissu élastique observé chez la larve de l'Eristalis. Ann. d. Sc. nat., T. 17 (1885); Compt. rend. Acad. Sc., T. 98 (1884).*
348. **Vimmer, A.**, *Larva bedlobytky Cordyla fusca Latr. Časopis České Společnosti Entomologické. Acta Societatis Entomol. Bohem., Bd. 6 (1909), p. 2.*
349. **van Vleet, A. H.**, *Ueber die Atmungsweise der Hydrachniden. Zool. Anz., Bd. 19 (1896), p. 505.*
350. **Voges, E.**, *Zur Morphologie und Anatomie der Iuliden. I. Das Tracheensystem von Glomeris. Zool. Anz., Bd. 1 (1878), p. 361.*
351. **Vogler, C. H.**, *Beiträge zur Metamorphose der Teichomyza fusca. Ill. Ztschr. f. Entomol., Bd. 5 (1900), p. 3. 4. 17.*
352. — *Weitere Beiträge zur Kenntnis von Dipterenlarven. Ebenda, p. 273. 289.*
353. **Vom Rath, O.**, *Zur Biologie der Diplopoden. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. 5 (1891), p. 161.*
354. **Wagner, W.**, *L'araignée aquatique (Argyroneta), son industrie et nid. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1900, s. Ref. in Prometheus, 1904, p. 29.*
355. **Wahl, Bruno**, *Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larven von Eristalis tenax. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. 12 (1899), p. 47.*
356. **Walker, J. J.**, *Haemonia Curtisii. Entomol. Month. Mag., (2) Vol. 7 (1896). (Bibl.)*
357. **Walling, E. V.**, *The influences of gases and temperature on the cardiac and respiratory movements in the grasshopper. Journ. of exper. Zool., Vol. 3 (1906), p. 621.*
358. **Warburton, C.**, *Scorpions, Spiders, Mites, Ticks etc. Cambr. Nat. Hist., Vol. 4 (1909), p. 336.*
359. **Weissenberg, R.**, *Zur Biologie und Morphologie einer in der Kohlweißlingraupe parasitisch lebenden Wespenlarve Apanteles glomeratus. Sitz.-ber. d. Ges. d. Nat. Freunde Berlin, 1908.*
359a. **Wesenberg-Lund**, *Ueber die Respirationsverhältnisse bei unter dem Eise überwinternden luftatmenden Wasserinsekten, besonders der Wasserkäfer und Wasserwanzen. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol., Bd. 3 (1911), p. 467.*
359b. — *Notizen aus dem dänischen süßwasserbiologischen Laboratorium am Fursee. Ebenda, Bd. 2 (1908).*
360. **Whittaker, O.**, *Aquatic Rhynchota and Coleoptera at Bolton in January. Entomol. Record, Vol. 14 (1902).*
361. **Wilcox, E. V.**, *The power of resistance of Helophilus-larvae to killing-fluids. Anat. Anz., Bd. 12 (1896), p. 278.*
362. **Wilkinson, J. J.**, *nach Miall, 207, p. 201.*
363. **Willem, V.**, *Note sur le mâle de Prestwichia aquatica Lubb. Ann. Soc. Entomol. Belg., T. 40 (1896).*
364. — *Description de Prestwichia aquatica Lubb. Bull. scient. France Belg., T. 30 (1896).*
365. — *Les rapports d'Actaletes avec les autres Collemboles. Ann. Soc. Entomol. Belg., T. 46, p. 11. (Neap. Jahrb., 1902, p. 50.)*
366. — *in Ann. de la Soc. Entomol. de Belg., T. 51 (1907), p. 289.*
367. **Williams, T.**, *On the mechanism of aquatic respiration etc. Ann. of Nat. Hist., Ser. 2 Vol. 13 (1854), p. 135.*
368. **Winterstein, H.**, *Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. Dieses Handbuch, Bd. 1 (1912), 2.*
369. **Witlaczil, E.**, *Die Anatomie der Psylliden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 42, p. 509.*
370. **Woodworth, C. W.**, *Note on the respiration of Aleurodes citri. Canad. Entomol., Vol. 33 (1901), p. 173. (Zool. Ctbl., 1902.)*

371. **Zacharias, O.,** *Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Einführung in das Studium derselben, Bd. 2, Leipzig 1891.*
372. **Ziegler, H. E.,** *Die Tracheen bei Iulus. Zool. Anz., Bd. 31 (1907), p. 776.*
373. **Zimmermann, O.,** *Ueber eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einer Ephemeridenlarve. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 34 (1880), p. 404.*

X. Mollusken.

Allgemeines.

Der Gaswechsel wird in den Ctenidien (sowie oft auch an manchen anderen Körperflächen) vorwiegend durch Wimpertätigkeit gefördert, indem bestimmt gerichtete Atemströme erzeugt werden; diesbezügliche Einrichtungen erreichen insbesondere bei den Lamellibranchiern ihre vollkommenste und komplizierteste Ausbildung. Ueber die Beziehung des Nervensystems zur Flimmerbewegung sowie über sonstige Regulierbarkeit der letzteren fehlen Untersuchungen. Spezielle, oft hochausgebildete Hilfseinrichtungen (partielle Mantelverschlüsse, Siphonbildungen usw.) sorgen für Trennung und auch Regulierung des Ein- und Ausfuhrstromes. Außerdem können die einzelnen Kiemenplättchen durch Muskeltätigkeit voneinander entfernt gehalten oder vielleicht auch von- und zueinander bewegt werden (Monotocardier), so daß eigene Atembewegungen erscheinen, ja es sollen auch die Kiemen in toto (*Solenogastres*, *Notarchus* unter den Opisthobranchiern, wahrscheinlich auch bei einigen Cephalopoden) rhythmische Atembewegungen ausführen. Durch Muskeln wird auch noch anderweitige Förderung des Wasserwechsels an den Kiemen bewirkt, wie z. B. durch Anpressen des Körpers der Fissurelliden an die Unterlage, durch Bewegung gewisser Partien der Mantelwände bei Monotocardiern, teilweise auch durch die Schalenbewegungen der Lamellibranchier usw., wobei es sich meistens aber nicht um eine speziell regulatorische Beziehung handelt. Aber auch die Lokomotion sowie sonstige Bewegungen der Körperteile können daran teilnehmen.

An den unbewimperten Ctenidien der Cephalopoden sorgt ein komplizierter muskulärer und nervöser Bewegungsmechanismus für den Wasserwechsel (und oft zugleich für die Lokomotion); es scheint, daß die Regulation dieser rhythmischen Tätigkeit nur reflektorisch zustande kommt.

Wo keine Ctenidien vorkommen (Leptiden und Heliciniden von den Diotocardiern, *Firoloida* unter den Monotocardiern, Pteropoden unter den Opisthobranchiern, Scaphopoden), wird an den akzessorischen „Kiemen"- und sonstigen Respirationsgebilden auf ähnliche Weise der Wasserwechsel gefördert, oder es kommt zur Ausbildung der Luftatmung. Auch die Manteloberfläche (Scaphopoden usw.) und verschiedene Vergrößerungen derselben (auch an der Außenfläche der Schale bei einigen Diotocardiern, Monotocardiern und Basommatophoren), Flossen der Heteropoden und Pteropoden usw. kommen da in Betracht.

Ueber die Teilnahme der Verdauungsröhre am Gaswechselgeschäft wird bei den Scaphopoden sowie bei einigen Nudi-

branchiern berichtet, auch (und zwar vermittelst der Kloake, der Auswüchse oder Falten derselben usw.) bei Neomeniiden, Dorididen u. a. Es sollen da sogar auch Atembewegungen entwickelt sein.

Zur Luftatmung sind Neritinen und Heliciniden (Diotocardier), Cyclophoriden, Cyclostomiden, Aciculiden u. a. (Monotocardier), besonders aber Pulmonaten eingerichtet; rhythmische periodische Atembewegungen wurden besonders bei den Ampullarien (Monotocardier) beschrieben. Teilweise sind die betreffenden Tiere einer amphibischen Lebensweise angepaßt (Ampullarien und andere Monotocardier, Oncidiiden von den Stylommatophoren usw.). Sekundär können wieder die Luftatmer an das Leben im Wasser (z. B. Basommatophoren) angepaßt werden; die „Lungenhöhle" wird dann sogar mit Wasser ventiliert. Eigentümliche Luftatmungseinrichtungen, die sich wohl durch bisher nicht eingehender studierte Atembewegungen auszeichnen dürften, treten in den „Tracheenlungen" der Janelliden auf.

Spezieller Teil.

1. Amphineura.

Bei den Chitoniden (Placophoren) liegen in der Kiemenfurche (= Mantelhöhle) zahlreiche Ctenidien in Längsreihen beiderseits angeordnet, entweder in der ganzen Länge der Kiemenfurche (holobranchiale Formen), oder nur im distalen Abschnitte (merobranchiale); die Zahl der Ctenidien schwankt zwischen 6 bis 80, sogar auch individuell und mit dem Alter; in der Nähe der Nierenöffnung befinden sich die mächtigsten Kiemen („Maximalkiemen", LANG, 78). In der dem Fuße zugekehrten Seite der Kiemenachse verläuft das zuführende Kiemengefäß bis zur Spitze des Ctenidiums, von einem starken Längsmuskel begleitet; das Blut strömt von da an der Basis jedes Kiemenblättchens, die fast wie die Blätter eines Buches dicht aneinandergedrängt sind, in den Hohlraum desselben (im Hohlraum des Blättchens sowie der Blattachse sind viele Strebepfeiler verteilt), um sich auf der anderen Seite in dem abführenden Gefäße zu sammeln. — Die ganze Oberfläche der Kieme ist bewimpert, worin die wirksamste Einrichtung zur Hervorbringung des Wasserwechsels zu erblicken ist (LANG, BLUMRICH, 17 u. a.). Vielleicht können auch die einzelnen Ctenidien durch Muskeltätigkeit bewegt werden, aber wir finden darüber keine Angaben. — (SIMROTH, 114, berichtet über die wahrscheinliche Anpassung eines Placophoren von den Tenimber-Inseln an die Luftatmung und überhaupt an das Leben außerhalb des Wassers, aber nur auf Grund der Hautbeschaffenheit. Wie mir Herr Dr. BABOR gütigst mitteilt, findet sich bei diesem Tiere (*Acanthopleura*, vielleicht *A. aculeata*) aber ein typisches Kiemenorgan; die Mantelhöhle ist, wie aber oft auch bei anderen Chitonen, durch eine fest angeschmiegte „Lateralfalte" verschlossen; der letzteren schreibt PLATE (101a) eine gewisse Bedeutung für den Atemwechsel zu.)

Bei den Solenogastres (Aplacophoren) ist die Mantel- oder Kiemenhöhle stark reduziert, sogar bis nur auf kleine rinnenförmige Ausläufer der Kloakenhöhle. Damit in Beziehung steht auch das Verschwinden der Kiemen bei vielen Formen, so daß der Gaswechsel dann mittels der zarten Haut der Bauchfurche und der Kloake (Neomeniiden) vor sich geht. Bei den Neomeniden kommen aber in einigen Fällen (*Neomenia*, *Paramenia*) abweichend gestaltete Respirationsorgane vor (fingerförmige Papillen, Hautfalten in der Kloake, LANG, 78, nach PRUVOT, 103, bei *Paramenia* ein Kranz von 20—30 Kiemen-

lamellen, deren Hohlräume Verlängerungen der Leibeshöhle sind, nach NIERSTRASZ, 89, bei *Uncimenia neapolitana* große respiratorische Falten in der Kloakenhöhle, mit denen das Vorhandensein der distalen Blutsinus in Beziehung zu bringen ist). Bei den Chätodermatiden liegt in der Kloake jederseits vom After ein zweizeilig gefiedertes Ctenidium; nach HEATH (60) streckt *Chaetoderma* das Hinterende mit den Kiemen behufs der Atmung aus dem Schlamm hervor. Und WIRÉN (140) berichtet sogar von rhythmischen Kontraktionen der Kiemen von *Ch. nitidulum*, durch welche die Blutzirkulation gefördert wird: aber gleichzeitig wird dabei der Wasserwechsel auf der Kiemenoberfläche bewerkstelligt.

2. Prosobranchia.

a) Diotocardia.

Unter den Rhipidoglossen sind bei den Zygobranchiern die Kiemen beiderseits symmetrisch entwickelt. Die Fissurelliden und Pleurotomariiden besitzen in der vorderständigen Mantelhöhle von hinten nach vorn ragende zweizeilig gefiederte Ctenidien (deren Achse höchstens distal mit dem Boden der Atemhöhle verbunden ist, LANG, 78). Bei den Haliotiden ist die rechte Kieme kleiner, und die Achse beider Ctenidien ist fast durchwegs mit der Innenfläche des Mantels verwachsen, so daß nur das proximale zipfelförmige Ende frei aus der Atemhöhle hervorragt (LANG). — Unter den Azygobranchiern ist das übriggebliebene linke Ctenidium bei den Trochiden, Neritiden, Turbiniden noch zweireihig gefiedert, sonst einzeilig. — Unter den Docoglossen kommt bei den Acmäiden das linke Ctenidium vor, sogar auch mit zahlreichen akzessorischen Kiemen in der Mantelfurche, welche letztere allein und dafür mächtiger bei den Patelliden entwickelt sind („Kranz- oder Mantelrandkiemen“), während die Lepetiden weder Ctenidien, noch akzessorische Kiemen besitzen (LANG). Ueber Patelliden siehe ausführlich schon bei WILLIAMS (139).

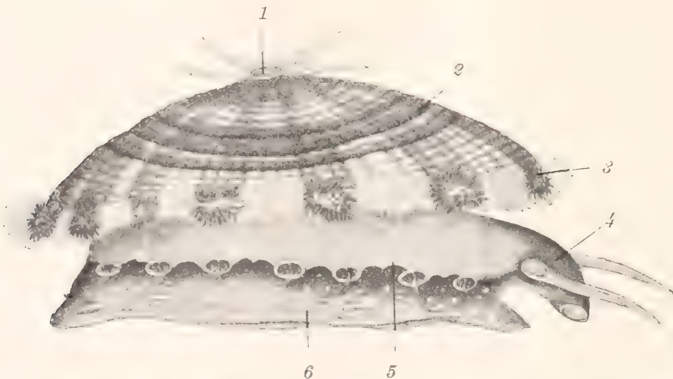


Fig. 77. *Fissurella maxima*, nach BRONNS Tierreich. *1* Obere Schalenöffnung für den Ausfuhrstrom, *2* Schale, *3* Franzen des Mantelrandes, *4* Kopf, *5* Epipodium, *6* Fuß. (Aus LANG, 78.)

Bei den Fissurelliden strömt das Atemwasser durch die schlitzförmige Oeffnung unter dem freien Rande der Mantelfalte über dem Nacken in die Mantelhöhle ein und durch ein auf der Spitze der Schale befindliches Loch (Fig. 77) wieder aus, wodurch also eine offene Kommunikation zwischen der Mantelhöhle und der Außenwelt erhalten wird, auch wenn die Schalenmündung der Unterlage dicht anliegt.

Diese Durchbrechungen der Schale, welche auch bei vielen Pleurotomariiden und bei Haliotiden vorkommen (und vereinzelt auch in anderen Abteilungen), sind ursprünglich mediane Einschnitte des vorderen Schalenrandes, welche dem betreffenden Einschnitte des Mantels entsprechen: so z. B. bei *Scissurella, Pleurotomaria, Emarginula,* und auch bei der jugendlichen *Fissurella,* wo aber nachher die Schale ganzrandig fortwächst, so daß die Oeffnung endlich fast auf die Schalenspitze zu liegen kommt. Einen Anlauf zur Atemsiphobildung sieht man bei *Emarginula,* wo die den vorn liegenden Mantelspalt umgrenzenden Ränder sich beim lebenden Tiere zu einem röhrenförmigen Gebilde aneinanderlegen, welches etwas vorgestreckt werden kann (LANG, 78).

Diese Trennung der Ein- und Ausfuhröffnung des Atemwassers ist von großer Bedeutung für den Gaswechsel; es werden aber wieder Fälle angetroffen, wo die zweite Oeffnung der Mantelhöhle fehlt (z. B. *Parmophorus* [LANG, 78]; es ist möglich, daß hier der große, die äußere Schalenfläche bedeckende Mantelbezirk einen Teil des Gaswechsels verrichtet). Für die Fissurelliden (*Fissurella gibba, F. reticulata*) gibt BOUTAN (21) an, daß ebenfalls die Mantelanhänge und die Fußkrause als respiratorische Hilfsorgane tätig sind, welche insbesondere dann für die Kiemen eintreten, wenn diese durch den Schluß der Mantelöffnung außer Funktion gesetzt werden.

Auch bei den Haliotiden besteht eine Ausfuhröffnung für das Atemwasser resp. eine Reihe von Schalenlöchern, die in Abhängigkeit von dem periodischen Wechsel der ganzrandigen Schalenbildung mit der Schlitzbildung (d. h. es wird der Vorgang der Bildung des *Fissurella*-Loches vielfach wiederholt) entstehen: unter dem Schalenloche weichen die Ränder des Mantelschlitzes zur Herstellung einer freien Kommunikation der Mantelhöhle mit der Außenwelt auseinander; die älteren Oeffnungen werden nachträglich durch Schalensubstanz verschlossen (LANG, 78). Nach FLEURE (42) findet der Austritt des respiratorischen Wasserstromes hauptsächlich durch das zweit-, dritt- und viertälteste Loch (von den 6 resp. 5—7) statt (durch die zwei jüngsten treten zwei Schlitztentakel des Mantels hervor).

Bei den Trochiden, Turbiniden und Neritiden fehlt die 2. Mantelöffnung.

Der Wasserwechsel wird wohl hauptsächlich durch die Flimmerbewegung der Kiemenfläche unterhalten (z. B. nach WEGMANN, 133, sind die Wimperströme auf den beiden Seiten der Blätter einander entgegen gerichtet, nach MILNE-EDWARDS, 85, sind bei den Patellen die Atemströme vom Rande des Mantels gegen die Seite des Tieres gerichtet, von außen nach innen über die Kiemenoberfläche). In betreff des *Trochus* s. bei *Littorina* und *Cerithium* p. 539 und 540. Andererseits aber muß man wahrscheinlich auch der Wasserverschiebung bei der Lokomotion eine Bedeutung zuerkennen. Nach PAGENSTECHER (91) soll bei den Fissurelliden bei der Zusammenziehung des Tieres und beim Anpressen gegen den Boden ein Wasserwechsel durch die Schalen stattfinden, ja er schreibt überhaupt der Atemhöhle der Prosobranchier die Fähigkeit zu, blasebalgartig ihren Wasserwechsel durchführen zu können. Es sind spezielle Forschungen hierüber erforderlich.

Die Kieme der Acmäiden kann nach LANG (78) aus der Atemhöhle hervorgestreckt werden.

An die Luftatmung finden wir unter diesen Prosobranchiern besondere Anpassungen bei den einzelnen Neritinen, welche nach Semper (113) das Dach ihrer Kiemenhöhle mit einem dichten Gefäßnetz ausgestattet haben (während die Kiemen sehr gering entwickelt sind): die betreffenden Arten leben beständig außerhalb des Wassers; während *Nerita* eine reine Meeresgattung ist, und nur *Nerita lineata* weit in die Flußmündungen und in brackiges Wasser eindringt, lebt *Neritina* im brackigen oder süßen Wasser und vielfach auch an der Luft auf feuchten Gegenständen, *Nerictodryas* sogar auf Bäumen weit vom Wasser; noch mehr landlebend ist *Navicella* (Cooke, 31a). Von den Azygobranchiern sind weiter die Heliciniden insgesamt Landtiere, ohne Kiemen, mit einer Lunge versehen. Unter den Docoglossen atmen die Patelliden, wenn sie über die Brandung der See aufsteigen, in der Luft (Pagenstecher, 91, Simroth, 116, Davis and Fleure, 33); die der Kiemenhöhle der Rhipidoglossen und der Acmaeiden gleichwertige Nackenhöhle weist ein von zahlreichen direkt zum Vorhofe des Herzens führenden Blutgefäßen durchsetztes Dach auf, welches den Gaswechsel aus der feuchten Luft zu verrichten vermag (z. B. während der Ebbe).

b) Monotocardia (Pectinibranchia).

Sie besitzen fast durchweg ein Ctenidium, welches einzeilig gefiedert und meist in seiner ganzen Länge mit dem Mantel verwachsen ist (ganz links in der Mantelhöhle gelegen); bei der Gattung *Valvata* wird aber eine zweizeilig gefiederte und völlig freie Kieme angetroffen, welche auch aus der Atemhöhle (links) vorgestreckt werden kann (s. Williams, 139d, Cooke, 31a, Lampert, 77). Bei einigen Heteropoden (*Carinaria*) ist die Mantelfalte gering entwickelt, ja, die fadenförmigen Kiemenblättchen können frei hervorragen (*Pterotrachea*); *Firoloida* besitzt überhaupt keine Kiemen (Lang, 78), Pagenstecher (91) hat der Flossenoberfläche eine Atemtätigkeit zugeschrieben; bei *Atlanta* sind die Kiemen als Querfalten an der Decke der Atemkammer entwickelt und vermehren sich (Gegenbaur) von 3 auf 12 mit dem Wachstum des Tieres. — Ueber die Kiemenblätter der *Cassidaria* (Tänioglossen) gibt Bernard an, daß durch querliegende Muskeln wirkliche Respirationsbewegungen zustande kommen können. — Die kompliziert entwickelte Kieme der Ianthiniden bringt Simroth (116) mit der fehlenden aktiven Bewegung in Beziehung (s. auch *Fiona* und *Glaucus* bei den Opisthobranchiern); aber auch sonst bietet *Ianthina*, eine pelagisch treibende Schnecke, eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit in der Ausbildung eines floßartigen Schwimmapparates dar: das Propodium höhlt die an die Wasseroberfläche grenzende Sohlenfläche aus und schließt so über dem Wasserspiegel eine Luftblase ein, die mit Drüsensekret umgeben wird: derartige aneinander gereihte Blasen bilden zusammen mit erhärtetem Schleim den Schwimmapparat (Lang, 78).

Das Atemwasser wird als bestimmt gerichteter Strom über die Kiemenfläche geleitet, indem bei zahlreichen Monotocardiern der freie Rand der Mantelfalte sich links in eine (oft sehr weit) nach vorn ragende Falte verlängert, durch deren Zusammenkrümmung eine Halbröhre oder eine volle Röhre gebildet wird, „Sipho“ genannt (dieses Gebilde kann bei nahe verwandten Formen vorkommen oder fehlen, so daß sich die ältere Unterscheidung der Holostomata und Siphonostomata nicht aufrecht erhalten läßt). Bei der Mehrzahl der pflanzenfressenden Meeresprosobranchiaten wird die Wasserzufuhr sowie -abfuhr vermittelst einer bloßen Mantelverlängerung bewerkstelligt, an welcher durch eine besondere Vorrichtung die beiden Ströme voneinander getrennt bleiben (*Littorina*, *Cerithium*, *Trochus* s. Cooke, 31a). Die fleischfressenden sind fast regelmäßig mit einem Sipho ausgestattet, ver-

mittelst dessen das Atemwasser zugeleitet wird, während es durch Flimmerbewegung der Kiemenoberfläche dann gegen den After abfließt. Der Sipho kann oft sehr lang und in einer kanalartigen Verlängerung der Schale eingeschlossen sein (Muricidae). Bei verschiedenen Monotocardiern hat WILLIAMS (139a) den Strom sich an den Kiemenblättchen in zahlreiche Stränge teilen sehen (siehe z. B. die Abbildung von *Buccinum undatum*); die Flimmerorgane sind in der ganzen Atemkammer vorhanden, aber besonders an den freien Rändern der Kiemenlamellen; außerdem können Muskelfasern in der Wand der Kiemen den Gaswechsel fördern, indem sie die Kiemenlamellen voneinander entfernt halten. Auch soll ein bestimmter Mantelbezirk regelmäßige Atembewegungen vollführen. Daselbst beschreibt der Autor auch die „cartilaginösen" Vorrichtungen der Kiemenblättchen, durch welche die letzteren in der für die Bespülung geeignetsten Lage erhalten werden, trotz ihrer Zartheit. — Bei den pelagisch lebenden Heteropoden ist der Gaswechsel bedeutend erleichtert (s. auch die pelagischen Opisthobranchier, Pteropoden): das Propodium ist zu einer medioventralen senkrechten Ruderflosse umgewandelt.

Bei einigen Gruppen von Monotocardiern schlagen sich die Mantelränder auf die Außenseite der Schale um, entweder in kleinerem Ausmaße (Harpidae), oder in größerem (Marginellidae, *Pirula* unter den Tänioglossen, die meisten Cypräiden und Lamellariiden), bis sogar die Schale vollständig vom Mantel überwachsen ist (z. B. *Lamellaria*, s. LANG, 78). Inwieweit dadurch die Respiration gefördert wird, darüber bestehen keine Untersuchungen.

Als Landformen sind Cyclophoriden, Cyclostomatiden, Aciculiden, Geomelanien, teilweise auch Truncatelliden (über *Truncatella* s. CLARK, 29, COOKE, 31a) anzuführen. Die Kiemen können da vollständig reduziert werden (zugleich verschwindet auch das Osphradium und die Hypobranchialdrüse, deren Schleimsekret die Aufgabe besitzt, die mit dem Atemstrome eingeführten Partikel zusammen zu kleben) und an der Mantelhöhlendecke entwickelt sich ein respiratorisches Gefäßnetz als „Lunge". — Als Uebergangsformen zu den Landschnecken sind insbesondere Cerithiidae und Littorinidae anzuführen, die stunden- bis wochenlang außerhalb des Wassers am Leben bleiben können.

Bei den Littoriniden (*Littorina, Cremnoconchus*), welche noch eine amphibische Lebensweise führen, ist zugleich die allerdings veränderte Kieme vorhanden, neben der Luftatmungsvorrichtung. Ueber ihre Lebensweise s. schon CLARK (25). Bei *Littorina obtusata, L. rudis, L. neritoides* ist der fortschreitende Uebergang zur Luftatmung durchgeführt, mit gleichzeitiger fortschreitender Reduktion der Wasseratmungsvorrichtung (WILLEM, 136). PELSENEER (94) führt die Reihe *L. littorea, L. obtusa, L. rudis* und *L. neritoides* an. Nach SIMROTH (116) ist die Kieme der teilweise völlig außerhalb des Wassers lebenden Littorinen, sowie von *Pomatiopsis* (Hydrobiidae) einer Luftatmung fähig, da diese Tiere in Gebieten höchster Luftfeuchtigkeit leben. Nach HERDMANN (62) verläßt *Littorina rudis* immer von neuem das Wasser und besitzt die Fähigkeit, außerhalb desselben ganze Monate (bewegungslos) zu verweilen; im Meerwasser abgeschlossen, soll das Tier in wenigen Tagen sterben. — Die Fähigkeit zum Landleben soll besonders bei den tropischen Formen auffallend sein: nach COOKE (31a) insbesondere bei *L. muricata, varia, fasciata, pulchra, irrorata* (leben sogar an Bäumen und halten es ohne Wasser bis 4 Monate aus).

WILLIAMS (139c) hat den Verlauf der Wasserströmungen (von dem cartilaginösen zum membranösen Rande der Kiemenblättchen) abgebildet und ihren

Ursprung nebst der Flimmertätigkeit gewisser Bezirke auch den an cartilaginösen Rändern der Blättchen sich ansetzenden Muskelfasern zugeschrieben, durch welche die Laminae an- und voneinander bewegt werden sollen.

Bei den Cerithiiden hat *Cerithidea obtusa* noch mehr reduzierte Kiemen als *Littorina*, während die Gefäßeinrichtung für die Luftatmung stärker ausgebildet ist; das Tier verweilt fast ununterbrochen in der Luft (Pelseneer, 94).

Die „Wasserreinigung" durch *Paludina (Vivipara) chinensis* (welche die Chinesen in das zum Waschen der Seide bestimmte Flusswasser werfen, das in kurzer Zeit frei von allen Verunreinigungen werden soll) schreibt Hedley (61) dem durch die Mantelhöhle ziehenden Atemstrom zu.

Spallanzani (118) hat an „*Helix vivipara*", welche Form vielleicht *(Paludina) Vivipara* gleicht, einige Versuche angestellt: er findet keine Wasserströmung bei den Tieren; sie sollen gern nahe der Oberfläche verweilen und können auch längere Zeit — über einen Monat — in feuchter Luft am Leben bleiben. — Der rechte Mantellappen pflegt bei *Vivipara* herausgestreckt zu sein und leitet, tütenförmig zusammengelegt, das Wasser zu den Kiemen („Atemrohr"). Das Ansammeln von Sumpfschnecken an der Wasseroberfläche zeugt von Sauerstoffmangel des Wassers (Lehmann, 79).

Unter den Landdeckelschnecken Cyclophoriden kommt bei *Pupina, Cataulus, Pterocyclus* (Cooke, 31a), *Opisthoporus, Spiraculum, Rhiostoma, Alycaeus, Cryptaulus* (Simroth, 116) an der letzten Windung entweder eine kleine der Luftzufuhr in das Schaleninnere dienende kleine Röhre vor, deren Aufgabe sein soll, den Atemraum auch bei geschlossenem Operculum mit der Atmosphäre zu verbinden; oder es handelt sich bloß um Ausschnitte im Peristom (so läßt z. B. bei *Aulopoma* das Operculum selbst freie Luftzirkulation in der Atemhöhle zu).

Allerdings bemerkt Cooke (31a) bezüglich dieser „Ventilationsröhre", daß ihr inneres Ende zuletzt verschlossen ist, so daß die Ventilation durch dieselbe nur vorübergehend zustande kommen würde; nach Bavrey (10) ist der Kanal von *Alycaeus* durch Quersepta verschlossen; bei *Cryptaulus* verläuft er unter der Sutur in der Schale entlang und öffnet sich nach innen nahe der Mündung, während die äußere Oeffnung fehlt; es soll die äußere Wand dieses Gebildes (für Luft?) permeabel sein. Nach Cooke (31a) hat De Folin bei *Cycl. elegans*, nachdem er die Schalenmündung mit Wachs verschlossen hatte (bei Verringerung des Luftdruckes?) — „on placing it in a pneumatic machine" — die Luftabgabe durch die ganze Schalenoberfläche sichergestellt.

Die Ampullarien sind amphibisch lebende Deckelschnecken, mit einer geräumigen durch Mantelverdoppelung entstandenen Lungenhöhle versehen, an deren Oberfläche hochentwickelte Respirationsgefäßnetze vorhanden sind (die Kieme ist dadurch nach rechts verlagert). Bei *Ampullaria canaliculata* ist nach v. Jhering die Lunge klein und das Tier lebt meist unter Wasser. — Nach Kefersteins (70) Zusammenstellung der älteren Literatur hat schon Guilding an der Wasseroberfläche neben der Luftventilation auch die Wasseratmung sichergestellt; nach Troschel füllt sich *Ampullaria* mit Luft und kann dann lange unter Wasser aushalten (er spricht sogar von 13 Monaten).

Fischer und Bouvier (40) haben das Atemgeschäft der *A. insularum* untersucht: es sind hier wie bei den übrigen Ampullarien zwei Siphone vorhanden, aber der rechte Sipho ist klein, während der linke bis doppelte Länge des Schalendurchmessers erreicht. Die früheren Forscher (Guilding, Cozenavette und Bavay, 9) geben an, daß das Tier, ins Wasser getaucht, mit diesem Siphon den Wasser-

spiegel berührt und „rentrant et ressortant alternativement sa tête“ die Luft in die Lunge aspiriert und wieder entleert. Die Autoren haben diese Ventilation in etwa halbstündigen Intervallen gesehen, wobei immer etwa 10—15 Respirationsbewegungen sich abspielten (während 6—8 Sekunden). Nach Bavay findet gleichzeitig Kiemenventilation statt, indem das Atemwasser durch die Mantelspalte links vom Kopfe in die Kiemenhöhle eintritt. Die Autoren haben diesen Vorgang eingehender verfolgt: der Siphon teilt die Mantelspalte in zwei etwas ungleiche Teile; man sieht die Karminpartikelchen durch die rechte Hälfte eintreten und rasch nach hinten und links fliehen, so daß sie in 6—8 Sekunden durch den rechten Siphon hervortreten können, aber bisweilen über eine Minute in der Kammer verweilen. — Oft bleibt das Tier ganze Stunden unter Wasser und atmet nur durch die Kieme. — Auf dem Lande wird die Atmung fast ausschließlich durch die Lungen vollführt: die Lungenöffnung schließt sich abwechselnd in unregelmäßigen Intervallen, während zugleich die Lungendecke herabsteigt und sich wieder emporhebt; auch die Allgemeinbewegungen fördern die Ventilation. — Die ägyptische Art *Lanistes Bolteniana* hat den linken Siphon gering entwickelt; sie vollführt nicht die charakteristischen Kopfrespirationen der *Ampullaria*; durch den Siphon wird sowohl die Luft als auch das Wasser eingeatmet. — Die Luftatmung geschieht auf gleiche Weise wie bei *Ampullaria* auf dem Lande, denn durch die Ausbreitung des Siphons am Wasserspiegel wird die Lungenöffnung der Atmosphäre zugänglich gemacht. Im ganzen respiriert *Lanistes* mehr durch die Kieme, indem durch den linken Siphon der Wasserstrom eintritt und durch den rechten austritt (das Wasser verbleibt in der Kiemenhöhle gleich lange wie bei *Ampullaria*). — Ueber den respiratorischen Zirkulationsapparat von *Ampullaria*, der den zwei Atmungstypen angepaßt ist, hat schon Sabatier (107) berichtet.

Bei *A. globosa* bildet nach Ramanan (105) der linke Nuchallappen einen langen Siphon, der in die linke Kammer der Atemhöhle führt, welche als Lungensack tätig ist, während die rechte, durch ein Septum von der linken getrennte Kammer eine große Kieme aufweist (Fig. 78). An die Wasseroberfläche hervorgestreckt, erweitert der Siphon allmählich seine Oeffnung unter langsamer Verkürzung seiner Längsachse, bis endlich die untere Hälfte der großen Oeffnung von dem Nuchallappen, die andere von dem basalen Peristomgebiet gebildet ist: die Septalöffnung wird nun geöffnet und die Luft in die Lungenhöhle durch ihre Expansion eingesaugt. Alle 11—12 Minuten wird auch Wasseratmung an der Oberfläche durchgeführt. Nach Verengerung der Oeffnung verlängert sich der Siphon wieder und wird unter Wasser eingezogen. Das Loch am Dach der Mantelhöhle wird verschlossen. Nach dem Verschließen des Operculums sinkt das Tier zu Boden. — Zuweilen wird an der Wasseroberfläche nur Luft geatmet, im Wasser wird nur Wasseratmung unterhalten; aber es sollen stundenlange Pausen eintreten. — In der Luft wird das Loch an der

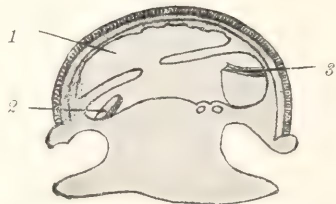


Fig. 78. Querschnitt durch *Ampullaria* in der Gegend der Mantelhöhle (nach Semper aus Lang, 78). *1* Lungensack, *2* Osphradium, *3* Kieme.

unteren Wand der Lungenhöhle rhythmisch verschlossen und geöffnet. Hier und da schwimmt das Tier ausgebreitet an der Wasseroberfläche, wobei die Mantelhöhle mit Luft gefüllt ist. — Siehe auch Bavrey (10) bei *A. glauca*, Bavay (9).

Die parasitische (am Seesterne, *Linckia multiformis*, schmarotzende) *Stylina (Stilifer) linckiae* (gehört zu den Eulimiden) steckt völlig im Integumente des Wirtes in kugeligen Anschwellungen, aus welchen durch ein Loch die Schalenspitze der Schnecke etwas hervorragt; das Tier besitzt einen langen, muskulösen Rüssel, vermittelst dessen es aus den blutreichen Geweben des Wirtes Nahrung schöpft; von der Wurzel des Rüssels erhebt sich ein muskelreicher Kragen, welcher sich becherförmig nach rückwärts um das ganze Tier umschlägt, sogenannter Scheinmantel: derselbe legt sich der Körperwandung des Wohntieres von innen an und umgibt kreisförmig die oben erwähnte Oeffnung; nach C. F. und P. B. Sarasin (108) ist dieser Scheinmantel als Atempumpe tätig. — Bei *Entocolax* fehlt die Kieme überhaupt, der Parasit ist völlig auf seinen Wirt angewiesen, auch in betreff des Gaswechsels.

3. Opisthobranchia.

a) Tectibranchia.

Das (rechte) Ctenidium liegt in der rechtsseitig entwickelten Mantelhöhle, mehr oder minder äußerlich, unvollständig bedeckt (bei *Umbrella* durch die Schale oder bei anderen durch eine Mantelfalte); bei *Actaeon*, der in mancher Hinsicht an die Prosobranchier erinnert, ist die Kiemenspitze nach vorn gerichtet, bei *Scaphander* u. a. liegt das Ctenidium quer zur Längsachse des Körpers, bei anderen auch mit der Spitze nach hinten. Im Gegensatz zu den Prosobranchiern, bei denen Kammkiemen vorhanden sind, handelt es sich hier meistens um Faltenkiemen (aber es kommen auch zweizeilig — Pleurobranchiden — oder einzeilig — *Gastropteron*, *Lobiger*, desgleichen die Oxynoëiden — gefiederte Kiemengebilde vor). Bei manchen Gruppen, insbesondere bei den Pteropoden, kann das Ctenidium fehlen und ist dann bei den Gymnosomata oft durch distal gelegene adaptive Kiemen ersetzt (Clionopsidae, Notobranchaeidae), während bei anderen Formen sich das Ctenidium dabei noch erhält (*Spongiobranchaea*, *Pneumoderma*); bei den Familien Clionidae und Halopsychidae wird die Atmung überhaupt nur durch die Hautoberfläche verrichtet: dieselbe ist bei den Pteropoden durch Flossen oder flügelförmige Schwimmorgane bedeutend vergrößert, und überhaupt sind gewisse Körperbezirke dem Gaswechsel außerordentlich günstig (bei den gymnosomen Pteropoden wird die Atemoberfläche auch durch — oft gefranste — Leisten am hinteren Körperende vergrößert), dasselbe gilt für *Pteropoda thecosomata*, wo nur die Cavoliniiden Faltenkiemen aufweisen (in einer Atemkammer: *Hyalaea* = *Cavolinia*) (Lang, 78, Cooke, 31 a).

Der Wasserwechsel wird an der Kiemenoberfläche oder an den blutreichen respirierenden Hautbezirken einerseits durch Flimmerbewegungen unterhalten, insbesondere bei den Reptantien, wogegen bei den ein lebhaftes pelagisches Leben führenden Pteropoden (Natantien) die rasche Lokomotionsverschiebung des Körpers von größerer Bedeutung ist; auch flimmerlose, bloß mit sehr dünner Haut ausgestattete Oberflächenbezirke können der Atmung dienen. — Bei *Doris* ist der durch Flimmerbewegung unterhaltene Atemstrom von der Basis der Kiemen zu ihrer Spitze gerichtet (Milne-Edwards, 85).

Bei *Notarchus neapolitanus* (Reptantia) berichtet Gilchrist über die Kiemenkontraktionen (nach seiner Meinung handelt es sich da um Hilfsmittel

der Blutzirkulation); bei *Aplysia limacina* sollen die Parapodien einen Teil der Gaswechseltätigkeit übernommen haben (die Kiemen sind klein ausgebildet). Nach GUIART (59) soll *Notarchus punctatus* nach Art der Cephalopoden schwimmen können („durch Kontraktion der Parapodialhöhle", über die Schwingungen der Parapodien s. bei den Pteropoden). *Oscanius membranaceus* hat in gut durchlüftetem und in sauerstoffarmem Wasser eine ganz andere Gestalt; bei der Asphyxie erweitert sich die Oeffnung zwischen den Kiemen und den Genitalorganen rhythmisch, und es soll etwas Flüssigkeit (Blut?) ausgestoßen werden. Auch KEFERSTEIN (70) berichtet über die anscheinend „respiratorische Wasseraufnahme" in den Körper bei *Aplysia*, *Dolabella*, welche nach Herausnahme aus dem Wasser bis zum halben Körpergehalt Wasser entleeren sollen — desgleichen bei Pteropoden; s. darüber bei Lamellibranchiaten.

Bei den Pteropoden sind die paarigen Parapodien weitgehend als Flossen oder Flügel entwickelt und verrichten wohl in Anbetracht ihrer großen Oberfläche und des beständigen Wasserwechsels an derselben einen ausgiebigen Gaswechsel (s. JORDAN, 67, BETHE, 14, FRÖHLICH, 48).

b) Nudibranchia.

Keine speziellen Atemorgane besitzen die pelagischen freischwimmenden Phyllirhoiden und Hedyliden, sowie die Elysiiden und Limapontiiden (bei den Elysiiden wird wohl durch die lappenförmigen Körperfortsätze die Atemoberfläche ausgiebig vergrößert; MILNE EDWARDS, 85, berichtet über die Wahrscheinlichkeit der vorwiegenden Lokalisation der Atmung auf der dorsalen Oberfläche, wo besonders zahlreiche Blutgefäße vorkommen). Adaptive Kiemen, sogenannte Cerata, treten als blatt- oder keulenförmige Fortsätze auf den Seitenteilen des Rückens auf bei den Hermäiden und Phyllobranchiden, bei den Aeolididen u. a.: die auffallend gefärbten und gezeichneten Gebilde sind einerseits Schutzeinrichtungen, andererseits dienen sie, besonders wo sie stark verästelt und reich vaskularisiert sind, als Atemorgane. QUATREFAGES (104) hat aber bei *Aeolis papillosa* ohne Rückenfortsätze die Tiere ebenso lange am Leben gesehen wie die normalen (s. auch WINTERSTEIN in diesem Handb., Bd. I, 2, p. 82). Weiter sind die Kiemenblättchen der Phyllidiiden und Pleurophyllidiiden anzuführen: zahlreiche kleine von der Unterseite der den Körper umziehenden Mantelfalte in die niedrige Mantelhöhle vorspringende Lamellen, die entweder in einer einzigen, sich in der ganzen Länge der Mantelfalte erstreckenden (vorn oder hinten unterbrochenen) Reihe stehen oder auf das Hinterende derselben beschränkt sind. Bei den Dorididen ist die um den dorsalen After liegende und bei der Lokomotion frei im Wasser flottierende Kiemenrosette in eine Art Kloake in der Nähe des Afters zurückziehbar (*Doris tuberculata*, *flammea*, *Johnstoni*) oder bloß über der Afteröffnung zusammenlegbar (*D. pilosa*), s. MILNE-EDWARDS (daselbst auch über die Schutzeinrichtungen der Kieme der Aplysien); über *Platydoris planata* berichtet GARSTANG, daß die Kiemenhälften gesondert eingezogen und hervorgestreckt werden können; bei den phanerobranchiaten ist die Kiemenrosette nicht zurückziehbar.

Die sehr kompliziert entwickelten Kiemenanhänge von *Fiona* und die sehr verlängerten Rückenpapillen von *Glaucus* (Aeolididen) bringt SIMROTH (116) mit dem Fehlen einer aktiven Bewegung der Tiere in Zusammenhang.

Ueber die Darmatmung der kleinen Form (1—4 mm) *Pseudovermis* hat KOWALEWSKY (75) Angaben gemacht (mächtige Bewimperung des Verdauungskanals).

MILNE-EDWARDS (85) ist der Meinung, daß eigentümliche Anhänge der Verdauungsröhre der Phyllirrhoën den Gaswechsel fördern: am lebenden durchsichtigen Tiere sieht man, daß sich der Magen zeitweise mit Wasser füllt, und daß das letztere nicht in den Darm gepreßt wird, sondern „dans les caecums tubulaires", um

von da nach einiger Zeit wiederum entleert zu werden. Eydoux und Souleyet sollen auf diese Weise einen ziemlich regelmäßigen Strom gesehen haben. Péron und Lesueur haben deshalb von „branches intérieures“ gesprochen.

Ueber die mögliche Darmrespiration bei Pteropoden und Heteropoden hat Gegenbaur gewisse Angaben gemacht (die Cilien sollen vom After aus durch den Darm gegen den Magen schlagen), doch Schiemenz (110) hat diese Ansicht bekämpft, sowie die Richtigkeit der Beobachtung angezweifelt und das Entstehen des Irrtums zu erklären versucht. — Ueber die Bedeutung der Niere usw. für den Gaswechsel s. daselbst.

4. Pulmonata.

Die Ctenidien fehlen bei dieser Schneckenordnung, welche größtenteils an die Luftatmung angepaßt ist; aber bei einigen phylogenetisch alten Formen der Limnäiden sind wohlausgebildete Kiemen vorhanden, welche von einigen Autoren für neuerworbene Wasseratmungsorgane, von anderen aber für echte Ctenidien gehalten werden. Bei *Miratesta* ragt das aus vier Lamellen (welche den Faltenkiemen der Tectibranchier auffällig gleichen) bestehende Organ ein wenig aus der Atemhöhle hervor; bei *Isidora (Pulmobranchia)* und *Protancylus* wird nur eine außerhalb der Mantelhöhle, in der Nähe der Oeffnung der letzteren liegende Kiemenlamelle angetroffen; ähnlich gelagert sind die einfachen lappenförmigen Gebilde bei *Planorbis* und *Ancylus* (s. weiter). Für die Identifizierung dieser Wasseratmungsorgane mit den Ctenidien spricht auch der Umstand, daß bei den Basommatophoren auch das eigentümliche Sinnesorgan der Kiemen — Osphradium — anwesend ist (Lang, 78).

Bei *Siphonaria*, die bald zu den Opisthobranchiern, bald zu den Pulmonaten gerechnet wird, befindet sich am Dach der Mantelhöhle eine sichelförmige aus Blättchen bestehende Kieme, entweder für ein Ctenidium, oder für ein adaptives Wasseratmungsorgan gehalten (zugleich auch ein Osphradium). Bezüglich der Lebensweise dieser Tiere gibt Köhler (74) an, daß die Atemhöhle als Lunge tätig ist, obwohl sie nicht in typischer Weise den Lungen der Pulmonaten gleich ausgebildet sein soll. Nach Plate (99) bleibt bei *S. concinna* das Atemloch sowohl an der Luft als auch unter Wasser geöffnet, und die Tiere sind trotz des Besitzes einer Kieme mehr Luft- als Wasseratmer; sie halten sich an Stellen auf, wo sie nur bei höchster Flut vom Wasser bespült werden. Demgegenüber führt Pelseneer (94) *Siphonaria* als „pulmoné aquatique“ an. Die Atemhöhle soll eine Wasserlunge vorstellen, welche durch Wasser ventiliert wird, indem ein beständiger durch longitudinale Cilienbänder unterhaltener Atemstrom durch dieselbe hindurchgeleitet wird. Cooke (31a) aber sieht die Kieme als atrophierendes Organ an und spricht von Luftatmung des etwa 22 von 24 Stunden im Durchschnitte außerhalb des Wassers lebenden Tieres. — Die verwandte *Gadinia* besitzt keine Kiemen mehr (Cooke, 31a); aber nach Lang (78) soll sich die Mantelhöhle wenigstens zeitweise mit Wasser füllen (es fehlt auch das respiratorische Gefäßnetz an der Decke der Mantelhöhle); wahrscheinlich kommt auch der Hautatmung große Bedeutung zu.

Die Lungenhöhle wird aus der Mantelhöhle gebildet, indem der freie Rand der Mantelfalte, welche die Decke bildet, mit dem darunter liegenden Körperintegument des Nackens verwächst bis auf eine rechts liegende Oeffnung — das verschließbare Atemloch. — Nach der Lage der Lunge vor dem Herzen oder im distalen Körperabschnitte werden proso- und opisthopneumone Schnecken unterschieden (zu den letzteren gehören *Daudebardia*, besonders aber *Testacella*, wo das Atemloch fast terminal gelegen ist). Auch bei den prosopneumonen variiert die Lage des Atemloches: es liegt bei *Arion* und *Geomalacus* vorn am „Schilde“, bei *Limax* hinten an demselben usw.

a) Basommatophora.

Die in der Regel sich mit Luft füllende Lungenhöhle ist bei den Amphiboliden und Chiliniden (*Amphibola* s. bei LANG, 78; PELSENEER, 94 — aber COOKE [31a] gibt sie für Luftatmer aus; PELSENEER gibt an, daß zugleich mit der Wasseratmung sich bei *Amphibola* die Schleimdrüse am Anfange der Wasseratmungshöhle wieder entwickelt hat [s. über diese Drüse oben] — *Chilina* bei LANG, PELSENEER — gilt dies auch für andere Formen dieser Familien?) durch sekundäre Anpassung wieder zur „Wasserlunge" geworden (s. weiter bei Limnäiden); bei *Chilina* besteht ein weites, nicht verschließbares Atemloch, an der Decke der Mantelhöhle fehlt das respiratorische Gefäßnetz. Die Hautatmung ist hier ohne Zweifel von hohem Belang. Nach PAGENSTECHER (91) bleiben die Chilinen in den Gebirgsbächen Südamerikas für Monate unter Wasser (großer Sauerstoffgehalt des Wassers, kühles Wasser); s. auch PLATE (98).

Die früher als „Gehydrophila" bezeichneten Auriculiden und Otiniden Verbindungsformen zwischen echten marinen und Süßwasserpulmonaten: *Otina, Melampus, Pedipes* leben an oft mit Wasser bespülten Felsen, *Cassidula* und *Auricula* pflegen im brackigen Wasser untergetaucht zu sein, *Scarabus* ist eine unter toten Blättern vom Wasser etwas entfernt lebende Landform, *Carchium* lebt sogar weit vom Meere.

Die Limnäiden haben sich an das Wasserleben angepaßt, aber größtenteils die Luftatmung vermittelst der Lunge beibehalten. Von Zeit zu Zeit steigen sie zur Wasseroberfläche, um die Lungenhöhle zu ventilieren.

Bei *Ancylus* (s. oben) ist die Lungenhöhle verschwunden, und die unbedeutende Mantelhöhle enthält niemals Luft, wie denn auch das Tier überhaupt nicht die Wasseroberfläche aufsucht (ANDRÉ, 4; PELSENEER, 94; v. JHERING; die Frage der Respiration hat CLARK [28] unentschieden gelassen, COOKE [31a] aber meint, daß *Ancylus* vielleicht in seine „Lungenkammer" die kleinen von den Nahrungspflanzen herrührenden Sauerstoffmengen aufnimmt, wohl auf Grund einer von GAIN [52] gemachten Angabe: dieser Autor berichtet nämlich, daß *Ancylus* auf diese Weise sich aus kleinen Gasblasen höchst ausgiebig mit Sauerstoff versorgt). Das Tier besitzt bei seinen kleinen Dimensionen eine verhältnismäßig große Oberfläche, außerdem soll es nach ANDRÉ ein sehr geringes Atembedürfnis haben, indem es lange Zeit ohne Sauerstoff im Wasser zu leben fähig sein soll; schon oben ist über das kiemenartige Organ von *Ancylus* berichtet worden, obwohl dieses Gebilde nach SHARP nur eine untergeordnete Atemtätigkeit aufweisen würde, während dem Mantelrande eine größere Bedeutung in dieser Richtung zugeschrieben wird (ANDRÉ spricht von Atmung durch die Haut, den Mantelrand und den ohrenförmigen Fortsatz in der Nähe des Afters). (Ueber die Ueberwinterung von *Ancylus* außerhalb des Wassers s. COOKE, 31a; MOQUIN-TANDON, 86, und WHATMORE, 134, sollen nur zitiert werden.)

Limnaeus und ihm verwandte Gattungen weisen in der ersten Jugend nur Wasseratmung auf (s. z. B. FOL, 43), hauptsächlich Hautatmung, aber sie leben auch noch, nachdem sich die „Lungenhöhle" ausgebildet hat, völlig unter Wasser, ohne Luftatmung. Ihre Atemhöhle ist da mit Wasser gefüllt. WILLEM (137), welcher sich nach SEMPER und VARIGNY mit dem Wachstum von *Limnaea ovata* (und *Planorbis corneus*) in verschieden großen Gefäßen befaßt hat, hält die Hautatmung der Basommatophoren überhaupt für sehr ausgiebig und findet sie insbesondere bei den ausgeschlüpften Schnecken als einzige Atmungsart; das Wachstum findet er vom

Sauerstoffgehalte des Wassers abhängig, indem ohne Hautatmung (im ausgekochten Wasser) die Tiere merklich langsamer heranwachsen. — Bezüglich der älteren Tiere hält MOQUIN-TANDON (87) dafür, daß es für sie nicht unbedingt notwendig ist, Luft aufzunehmen; seine Versuche mit eisbedecktem Wasser beweisen dies allerdings nur für niedrige Temperaturen, wo auch in der Natur monatelang die Tiere ohne Luftzutritt aushalten.; *Limnaea glabra* (und *Planorbis rotundatus*) soll bis 18 (19) Tage am Leben bleiben. Demgegenüber hat WALTER (132) beobachtet, daß unter den gewöhnlichen Verhältnissen die alleinige Hautatmung sich nicht erzwingen läßt. Allerdings haben schon ältere Autoren über solche Fälle aus der Natur berichtet: so insbesondere FOREL (44) über die aus der Tiefe des Genfer Sees bis 250 m gefangenen Schnecken *Limnaeus abyssicola*, ja auch *L. stagnalis*, die ihre Atemhöhlen mit Wasser füllen; von SIEBOLD und älteren Beobachtern wurde angegeben, daß in rasch fließenden Gewässern die Planorben nicht zur Luftventilation greifen, s. PAGENSTECHER, 91; dasselbe bemerkt LAMPERT (77) über die Limnäen (p. 195): es handelt sich da um keine Ersatzentwicklung der Kiemen, sondern um vorwiegende Hautatmung und „Wasserlungen"-Atmung; eingehend hat sich auf SIEBOLDS Anregung mit diesen Tiefseeschnecken PAULY (92) beschäftigt, worüber WINTERSTEIN in diesem Handbuch, Bd. 1, 2, p. 85 Bericht erstattet hat. Nach FOREL kommen auch an seichten Stellen einmal die Schnecken zur Oberfläche, um Luft zu schöpfen, und sollen dann monatelang untergetaucht bleiben. Es läßt sich denken, daß es die Kühle der tiefen alpinen Gewässer ist, welche die Luftatmung unnötig macht, denn auch während der kalten Jahreszeit reichen die Tiere mit Wasseratmung aus. COOKE (31a) gibt an, daß am ersten warmen Frühlingstag die bis dahin untergetaucht lebenden Schnecken anfingen Luft zu schöpfen; dies soll auch bei den aus dem Tiefwasser geholten Tieren der Fall sein: im Aquarium ventilieren sie sogleich ihre Atemhöhlen mit Luft. — Wird auf den ausgestreckten Fuß des an der Wasseroberfläche kriechenden *Limnaeus* ein Körnchen Salz gelegt, so sinkt das Tier, unter Auspressen von Luft aus der Lungenöffnung, plötzlich zu Boden und ist beflissen, bald wieder die Atmosphäre zu erreichen, was in Anbetracht seines größeren spezifischen Gewichts genug Mühe kostet; wird dann der Versuch in dem Momente, wo sich das Tier anschickt, die Respirationsöffnung der Luft auszusetzen, mehrmals wiederholt, so zeigt sich das Tier bald merklich geschwächt und erholt sich erst in der Luft (COOKE). Wenn die Schnecke an der Oberfläche des Wassers Luft schöpfen will, wölbt sie die Decke der Lungenhöhle etwas vor, so daß sie eben außerhalb des Wassers liegt, öffnet sie mit klappendem Geräuch (Entweichen der verbrauchten Luft!) und nimmt neue Luft ein (ZIEGELER, 144).

Die Häufigkeit der Luftventilation ist vom Sauerstoffgehalte des Wassers abhängig (WALTER, 132, meint, durch sauerstoffarmes Wasser wird negative Geotaxis hervorgebracht): die Intervalle betragen 15 Sekunden, aber auch bis zu einigen Stunden; auch die Menge der aufgenommenen Luft und die Dauer der Einatmung variiert sehr bedeutend (WALTER); WIEDERSHEIM (135) hat die Schnecken erst ventilieren sehen, wenn das Wasser älter war. Wir haben Limnäen, welche nach dem Auspressen der Luft aus der Lunge in gleich große Gefäße geworfen worden waren, im ausgekochten Wasser im Durch-

schnitte früher die Wasseroberfläche aufsuchen sehen, als im normalen Wasser: nach der in der Regel sehr langen Ventilation begibt sich das Tier gewöhnlich nur in kleine Entfernung von der Oberfläche, in der Regel verharrt es an derselben (oft bleibt es da lange angeheftet, ohne beständig zu ventilieren), ja oft kriecht es halb oder fast ganz hervor, während im normalen Wasser das Tier oft tief untertaucht und sich lange am Boden aufhält. — Bei SCHWARTZ (109) wird berichtet, daß *Limnaea stagnalis* im wasserstoffgesättigten und von einer Wasserstoffatmosphäre überlagerten Wasser eine Vergrößerung der Oberfläche (weitere Ausbreitung des Fußes), größere Kriechlust, öfteres Aufsuchen der Wasseroberfläche, im sauerstoffgesättigten Wasser allmähliche Ruhe, Aufhören spontaner Bewegungen, Zusammenziehung des Körpers aufweist (im ersten Falle Steigerung, im zweiten Herabsetzung der Erregbarkeit).

Es ist einleuchtend, daß die Limnäen sehr lange außerhalb des Wassers in feuchter Luft am Leben bleiben können: so hat WIEDERSHEIM (135) *Limnaea auriculata* allmählich das Wasser entzogen und sie endlich nur in feuchter Luft gehalten, wo sie nach 2 Monaten größtenteils munter waren; LAMPERT (77) erzählt, daß *Limnaea elongata, L. palustris, Planorbis marginatus, Physa hypnorum* in einem während 4 Monate im Sommer trocken gelegenen Graben sich am Leben erhalten haben. *Limnaea minuta* soll an den Grashalmen emporkriechend häufig auch auf längere Zeit das Wasser verlassen.

Bei den wasserlebenden Lungenschnecken dient die Lufthöhle auch als hydrostatisches Organ; durch Zusammenpressen oder Ausdehnung der in der Atemhöhle eingeschlossenen Luft verändert das Tier sein spezifisches Gewicht (s. oben). — Ueber die angebliche Luftzirkulation in der Lungenhöhle von *Limnaeus stagnalis*, durch „vermicular action of the walls“ bewirkt, s. bei WILLIAMS (139b, auch die Abbildung).

Ueber das kiemenartige Organ von *Planorbis* s. oben. PELSENEER (94) gibt an, daß das Organ in Funktion tritt, wenn die Schnecke von der Oberfläche sich entfernt; es wird da extendiert gehalten. Die Kieme von *P. complanatus* ist klein und fehlt überhaupt bei *P. vortex*. Die Lungenhöhle enthält vier parallele Lamellen, von denen zwei dicke sich berühren und die Höhle in zwei Kammern teilen, von denen die tiefere rechte von SIMROTH (114) als „Lungenkammer“, die linke als „Branchialkammer“ bezeichnet wird: dagegen wendet PELSENEER ein, daß bei *P. corneus* beide Abteilungen nur Luft enthalten sollen und daß hier keine Wasserzirkulation (es gibt auch keine Flimmereinrichtungen) besteht; darüber sowie über *P. nautileus* = *P. cristatus* (WILLEM, 136) s. schon bei WINTERSTEIN (dieses Handb., Bd. I, 2, p. 85). *Limnaea abyssicola* hat die Atemhöhle mit Wasser gefüllt: an die Luft gebracht, verschließt sich das Tier und stirbt nach kurzer Zeit. Ueber MOQUIN-TANDONS Versuche an *Planorbis rotundatus* s. oben; ohne Luftzutritt soll das Tier (im kalten Wasser?) 12 Tage gelebt haben.

Planorben verlassen in den Aquarien oft das Wasser und heften sich in der Luft an die Wände, wo *P. vortex, P. contortus, P. albus* und *P. rotundatus* mit mehr oder minder starken Deckeln die Schalenmündung verschließen; *P. nitidus, P. complanatus, P. marginatus, P. corneus* bilden nur eine dünne Membran aus und gehen außerhalb des Wassers leicht zugrunde. *P. corneus* soll das Wasser niemals verlassen (BUCHNER, 23). FISCHER und CROSSE (41) haben *P. spirorbis* nach 4 Monate langer Trockenlegung am Leben gesehen. S. auch HOLZFUSS (63).

Physa hypnorum soll (COOKE, 31a) mit Vorliebe Pfützen bewohnen, die im Sommer austrocknen. MOQUIN-TANDON (nach COOKE) soll *Physa* 4 Tage im (Eis-?) Wasser am Leben gehalten haben. Nach DAWSON (37) sucht *Physa* im Wasser die

Stellen aus, wo sich am meisten Sauerstoff befindet (und flüchtet vor Kohlensäure). — Dawson (34a) hat neuerdings den Mechanismus der Luftaufnahme, die Sauerstoffempfindlichkeit und die Reaktionen auf Sauerstoff (positiv) und Kohlendioxyd (negativ) eingehend behandelt. — Der auf die Schale zurückgeschlagene Mantellappen von *P. fontinalis*, sowie *Amphipeplea leuconensis* (s. Fig. 23 u. 24 in Lang, 78) mag auch respiratorisch tätig sein.

Ueber die Respirationsverhältnisse von *Physa lamellata*, welche Pelseneer (94) als eigene Gattung *Pulmobranchia* aufgestellt haben will, berichtet dieser Autor, daß sie sowohl eine Lungenfläche (Decke der Mantelhöhle) als auch eine Kiemenfläche besitzt (gefalteter paraanaler Anhang), die zugleich tätig sind, wenn das Tier an der Wasseroberfläche das Pneumostoma öffnet.

Ueber das Cilienkleid der Atemkammern von Limnäiden bemerkt Williams (139c), daß es weit mehr entwickelt ist als bei den Limaciden und Heliciden (was er mit der geringeren „Verkalkung" der Gewebe in Beziehung zu bringen geneigt ist), bei jungen Exemplaren erstreckt sich die Bewimperung über den ganzen distalen Körperabschnitt; bei *Planorbis* sind die Wimpern besonders am Sipho und den Rändern der „Thorakalhöhle" entwickelt. Ueberhaupt soll die Luftkammer der Limnäiden relativ bedeutend größer sein als bei den übrigen Pulmonaten.

b) Stylommatophora.

Unter den Testacelliden kommt Opisthopneumonie vor (s. p. 544), in Zusammenhang mit der Verlagerung des Eingeweidesackes an das Hinterende des Körpers, so daß das Atemloch bis ganz distal liegt. Nach Plate dienen die Einstülpungen des Bodens der Atemhöhle, die sich vorn in Form von Luftsäcken in den darunter liegenden Körper senken (bei *Daudebardia*, aber besonders bei *Testacella*) kaum dem Gaswechsel, da ihre Wandungen nicht reich vaskularisiert sind; er sieht sie vielmehr als Luftreservoire an und schreibt bei der Verkleinerung der Lunge der Haut die überwiegende respiratorische Tätigkeit zu (die Blutmaschen sollen da vorwiegend in der äußeren drüsenreichen Zone entwickelt sein).

Unter den Limaciden hat schon Spallanzani (118) *Limax agrestis* L. untersucht: das Atemloch wird willkürlich geöffnet und geschlossen, aber es besteht kein regelmäßiger Wechsel beider Phasen, bald bleibt die Oeffnung einige Minuten offen, bald nur einige Augenblicke. Im Wasser werden die Tiere „rasend" und sterben nach einiger Zeit am Boden. In Wasserstoffatmosphäre wird das Tier schon in 3 Stunden gelähmt. Williams (139c) beschreibt die Atemventilation so, daß das Oeffnen, das Luftauspressen und die Einatmung sehr langsam verläuft; nach dem festen Verschließen soll die Ventilation unter den gewöhnlichen Verhältnissen in 10—15 Minuten stattfinden. — Nach Contejean (30, 31) ist die Exspiration aktiv, die Inspiration passiv, und das „Exspirationszentrum" soll in den Visceropedalganglien, das „Inspirationszentrum" in den Cerebralganglien liegen. — (*Agriolimax campestris* wurde von Pearl, 93, im Winter unter Wasser gefunden.)

Unter den Arioniden haben wir das höchst unregelmäßige Spiel des Atemloches bei *Arion empiricorum* verfolgt: es läßt sich die „äußere" Oeffnung von der „inneren" unterscheiden, die innere kann zuweilen bei extremer Ausdehnung, aber auch sonst der äußeren gleich sein, während andere Male die innere Oeffnung nur ganz klein am Grunde der von der äußeren Oeffnung umrandeten Grube wahrnehmbar ist; die Bewegungen beider Oeffnungen verlaufen oft voneinander ganz unabhängig; die letztere kann kreisförmig (und zwar von verschiedenstem Durchmesser), aber auch länglich- oder quer-oval, sogar

spaltenförmig (und dabei gleichsam verästelt) usw. sein. Es konnte unter den normalen Verhältnissen gar keine Regelmäßigkeit beobachtet werden; ganze Minuten wird oft die Atemhöhle völlig verschlossen gehalten, insbesondere wenn das Tier ruhig liegt.

Unter den Heliciden hat SPALLANZANI (118) interessante Beobachtungen an *Helix* angestellt; schon SWAMMERDAM soll nach ihm das „willkürliche" Spiel der Atemöffnung verfolgt haben; es besteht gar keine Beziehung zwischen der Oeffnungs- und Verschlußzeit. Nach der Entfernung der ersten Schalenwindung setzt das Tier angeblich ungestört die Inspirationen und Exspirationen fort; bei der Inspiration wird die Atemhöhle erweitert, bei der Exspiration wird die Luft — oft hörbar (s. BRAUN, 22, als Zeichen des Unwillens will der Autor 8mal hintereinander die Atemluft mit Geräusch haben ausstoßen hören; s. SOFFE, 117) — ausgepreßt, so daß dadurch eine Flamme deformiert werden kann. An „*Helix lusitanica*" hat SPALLANZANI das Verhalten in einer Stickstoffatmosphäre verfolgt: 11 Minuten hindurch verlief die Atmung und Herzbewegung (es war ein Teil der ersten Schalenwindung ohne Verwundung des Tieres entfernt worden, um besser beobachten zu können) ganz normal, aber dann blieb die Atemöffnung beständig offen und die Lunge wurde schlaff, ohne sich weiter zu füllen, später wurde die Herzbewegung gestört und die Zirkulation eingestellt, auch die Lokomotion war verschwunden, obwohl sich reflektorische Bewegungen hervorbringen ließen. Nachdem er in die Lungenöffnung eine Luftblase eingeführt hatte, hatte er die Freude, bald wieder Ausdehnungen und Zusammenziehungen der Lunge zu sehen, das Herz hatte seinen Rhythmus wieder begonnen; dies war bald wieder verschwunden, ließ sich aber durch eine neue Luftblase wiederum erwecken, während die Füllung der Lunge mit Stickstoff ohne Erfolg war.

Von den älteren Forschern ist weiter IMBERT (66) anzuführen, welcher gegen SWAMMERDAMS Meinung, daß die Inspiration durch Hervorstreckung des Körpers aus der Schale, die Exspiration durch Zurückziehung desselben vollführt werde, einwendet, daß die Ventilation auch ohne solche Bewegungen zustande kommt. Er findet, daß der einzige bewegliche Teil der Lungenhöhle ihre „hintere" Wand — resp. der Boden der Lungenhöhle, „Diaphragma" — ist, welche den Atemraum verringern oder vergrößern kann, wobei aber die übrigen Wände den Druckänderungen Widerstand leisten müssen, was insbesondere durch die „cartilage de la fraise" und durch das Anschmiegen der äußeren Wandungen an die Schale bedingt wird. Im Zustande voller Erschlaffung ist die hintere Wand der vorderen genähert, die Atemöffnung ist dilatiert; durch die letztere oder nach Entfernung eines Teiles der Vorderwand läßt sich die Kontraktion der hinteren Muskelwand verfolgen: die oberflächliche Muskelschicht verläuft da in der Längsrichtung des Tieres, vom vorderen Mantelrand bis in die Gegend des Herzens, die übrigen stärkeren senkrecht auf die letztere von den seitlichen und hinteren Partien des Mantelrandes quer zum gegenüberliegenden Rand der Lungenhöhle; diese mächtige Muskelplatte ist besonders rechts sehr stark entwickelt, während sie nach links hin in dünne Membranen ausläuft; bei der Kontraktion haben die konvexen Fasern die Tendenz gerade zu verlaufen, wodurch die unter der Muskelplatte liegenden Eingeweide eingedrückt werden; zugleich wird die äußere Wand der Lunge durch

einen Teil der transversalen Muskelfasern gegen die Schale gepreßt (Meisenheimer (84) führt ebenfalls die reichliche Schleimabsonderung auf der äußeren Fläche an, durch die die Wand an die Schale angeklebt wird, allerdings läßt dies Gleitbewegungen zu, aber die Abhebung der Wand von der Schale ist sehr erschwert); auf diese Weise wird das Eindringen von Luft zwischen die Schale und die Lungenmembran (während der Aspiration) verhindert. Demzufolge ist die Inspiration ohne die erste Schalenwindung unmöglich: ohne die Stütze dieses äußeren Skelettes stirbt das Tier bald in Asphyxie (es lebt allerdings in der Luft etwas länger als im Wasser). Dies hebt Imbert ausdrücklich Spallanzani gegenüber hervor. — Nach der Ausdehnung der Lungen wird die „Glottis“ verschlossen, und das erwähnte Diaphragma kann erschlaffen, die Eingeweide kehren in die ursprüngliche Lage zurück; die Luft wird dadurch in dem Lungenraum komprimiert, aber kann nicht entweichen (der Innendruck läßt sich durch die Hernienbildung nach Entfernung eines Teiles der Schale demonstrieren). Darin sieht der Autor auch eine für den Uebergang des Sauerstoffes in das Blut günstige Einrichtung; zugleich wird auch die Vorderwand des Lungensackes gegen die Schale gepreßt gehalten. Wenn sich nun das Atemloch öffnet, so entweicht die zusammengepreßte Luft mit einer gewissen Gewalt, sodaß sie eine in der Nähe befindliche Kerzenflamme in Unruhe versetzt. Dann wird wiederum inspiriert. Die Ventilation geschieht in unregelmäßigen Intervallen. Wenn im Herbste die Verlangsamung der Lebensprozesse herannaht, wird sie merklich seltener, um endlich im Winter aufzuhören. — Meisenheimer (84) schildert neuerdings den ganzen Atemvorgang völlig entsprechend Imbert.

Gaspard (55) beschreibt das Verhalten von *Helix pomatia*, wenn sich das Tier zum Winterschlaf anschickt: es wird die Lungenöffnung längere Zeit offen gehalten, dann verschlossen, und es bildet sich eine seidenartige Haut und eine kalkartige Schicht an der Schalenmündung; allmählich wird die Membran hart, und das Tier zieht sich, nachdem es einen Teil der Luft exspiriert hat, mehr in die Tiefe zurück und sezerniert eine zweite bloß häutige Schicht; es werden so bis sechs Scheidewände hintereinander gebildet. Im Winterschlafe lassen sich die Tiere durch 3 Monate bei 5—6° unter Wasser halten ohne abzusterben (sonst 4—6 Stunden, s. aber Cooke, 31a, der berichtet, daß im Vakuum die Tiere 20 Stunden munter sind und erst nach 2—3 Tagen sterben; im Wasser werden sie nach 6 Stunden unbeweglich, wohl durch große Wasseraufnahme; aber noch nach 24 Stunden können sie sich erholen), ebenso unter Quecksilber-, Fett- usw. Verschluß (in der enthaltenen Luft läßt sich dann noch Sauerstoff nachweisen). Er wendet sich also gegen die Ansicht, daß die Tiere durch Schalenporen oder angeblich durch ein in der Mitte der Schale befindliches Loch atmen. — Nach Binney (16) wird das Epiphragma bei *Helix hortensis* so gebildet, daß nach Ausscheidung einer Menge visköser Substanz im Niveau der Schalenöffnung das Tier sein Atemloch öffnet und plötzlich etwas Luft hervorpreßt, so daß die erwähnte Substanz vom Körper abgelöst und etwas nach außen aus der Schalenöffnung hervorgewölbt wird, wonach sich das Tier weiter einzieht und die Blasenwand wieder einsinkt (bei einigen Arten soll aber die Blasenwand schon im konvexen Zustande hart werden).

Williams (139c) macht über den Atemmechanismus von *Helix* folgende Angaben: „in the substance of the roof is lodged a stratum of muscles which contract and relax synchronously with the expiratory collapsing and inspiratory expanding of the cavity; these respiratory movements are very markedly defined in the animal of *Helix* removed carefully from its shell; the fixed position afforded by the

ligament which ties the body to the columella, yields important service in the mechanical acts of respiration.“ Auch während des Winterschlafes sowie in der Saison der Dürre ist das Epiphragma in dem Gebiete, welches dem Atemloche entspricht, „valvularly perforated“. An anderer Stelle (16, 1855) spricht er von „the slow vermicular movement of the parietes from right to left chiefly along the roof“, wodurch Inspiration zustande kommen soll, während bei der Exspiration „the walls of the whole of the dorsal and lateral regions of the body simultaneously contract and the breathing-chamber collapses“.

Nach Vernichtung des Gehirns werden nach VULPIAN (130) die Respirationsbewegungnn von *Helix pomatia* nicht gestört, nach Exstirpation des unteren Schlundganglions werden sie geschwächt und weniger normal; dasselbe berichtet bezüglich des Gehirnganglions auch YUNG (143) (es sollen auch die Fuß- und Herzbewegungen nicht gestört werden, aber es leiden die Bewegungen der Fühler, der Oberlippe und der Kiefer); durch Vernichtung aller Zentren wird die Lungenventilation allerdings aufgehoben. CONTEJEAN berichtet aber, daß das Cerebralganglion das „Zentrum der Inspiration“ vorstellt, der „hintere obere Teil des subösophagealen Ganglions ein Zentrum der Exspiration, dessen Tätigkeit in gewissen Fällen durch periphere durch den Aortennerv vermittelte Impulse aufgehoben werden kann“.

Während der Lokomotion werden öfter Ventilationen ausgeführt (besonders bei *Helix pomatia* s. COOKE) als in der Ruhe, ebenso in der Wärme.

Bei *Cylindrella* und *Stenogyra decollata* kommt an der Schale ein durchlöchertes Gebiet vor (s. COOKE, 31a). Ueber die Atemverhältnisse von *Achatina* s. AMAUDRUT (3).

Die Janelliden (mit ganz rudimentärer Schale, s. PLATE, 100, 101; LANG, 78) besitzen ganz eigentümliche Respirationsorgane. Das dorsal gelegene Atemloch z. B. von *Janella Schauinslandi* und *Aneitella Berghi* führt in eine kleine Mantelhöhle, deren dicke muskulöse Wände an dem Gaswechsel keinen wesentlichen Anteil nehmen (sie sind ganz glatt, ohne respiratorische Gefäßnetze). Aus der Mantelhöhle aber strahlen viele kurze Divertikel aus, von denen jedes wiederum in mehrere dünnwandige Atemröhren ausläuft, die sich weiter dichotomisch verzweigen und blind endigen. Reichliche Bespülung dieser „Tracheen“ mit Blut findet statt, indem das ganze Röhrensystem in einen weiten Blutsinus unter der Rückenhaut taucht; da die zu einer filzigen Masse verschlungenen feinen Röhren dünne Wände besitzen, ist der Gaswechsel zwischen der in ihnen enthaltenen Luft und dem Blute ausgiebig; nach PLATE soll der Luftwechsel auf die Weise vor sich gehen, daß sich nach der Verschließung des Atemloches die Wände der Mantelhöhle kontrahieren und ihren Inhalt bis in die Spitzen der Atemröhrchen einpressen; öffnet sich nun das Atemloch, so wird die Luft aus den letzteren durch die Zusammenziehung des Diaphragmas (welches sie von der Leibeshöhle trennt) herausgedrängt. — Diese Organe werden als „Büschellungen“ oder „Trachealllungen“ bezeichnet (gegenüber den „Gefäßlungen“ der übrigen Stylommatophoren: „*Vasopulmonata — Tracheopulmonata*“).

Die Oncidiiden sind amphibische opisthopneumone Pulmonaten; sie werden am Meeresstrande oft von der Flut bedeckt. Die am Hinterende des Körpers liegende Lungenhöhle öffnet sich median oder etwas rechts durch ein enges Atemloch und enthält an dem Dache ein respiratorisches Gefäßnetz, welches auch die in die Mantelhöhle ragende Niere bedeckt. Nach PLATE (99) wird bei *Oncidiella coquimbensis* das Atemloch unter Wasser geschlossen gehalten, an der Luft aber oft außerordentlich erweitert und der hintere Mantelrand pflegt senkrecht in die Höhe gehoben zu

sein. Im Wasser findet der Gaswechsel durch die gefäßreiche dorsale Haut, sowie auch durch die hier zuweilen ausgebildeten Rückenpapillen, die als adaptative Kiemen aufzufassen sind (sie können sogar baumartig verästelt vorkommen), statt. Ueber Joyeux-Laffuie (69) s. schon bei Winterstein, dieses Handbuch, Bd. I (2), p. 85. Die reinen Landbewohner unter den Oncidiiden weisen auch keine höher ausgebildete Lunge auf, ja das Lungengewebe kann hier sogar weitgehend reduziert sein (z. B. *Oncidiella celtica*, *O. maculata*), so daß dann die Atmung allein durch durch die Haut stattfindet.

5. Scaphopoda.

Bei den Scaphopoden kommen keine Ctenidien noch irgendwelche andere spezialisierte Atemorgane vor. Die Atmung wird wohl durch die Körperoberfläche vermittelt. Nach Keferstein (70) wird in der Mantelkammer eine regelmäßige Wasserströmung unterhalten; Pagenstecher (91) gibt an, daß die äußere Rumpf- sowie die innere Manteloberfläche lebhaft wimpert und daß daselbst lakunäre Gefäßausbreitungen vorkommen. Auch durch die Tentakeln, welche eine zarte Haut und ein Wimperkleid besitzen, kann der Gaswechsel verrichtet werden, sowie überhaupt durch dünnwandige Oberflächenbezirke (insbesondere Innenfläche des Mantels). Die Zusammenziehungen des Körpers und die Tentakelbewegungen besorgen auch den Wasserwechsel (Keferstein; von den zwei Klappenöffnungen im unteren Boden des Aftersinus nimmt dieser Autor an, daß sie vielleicht nicht nur als Auslässe dienen, sondern daß auch durch dieselben Wasser aufgenommen werden kann, um die Organe anschwellen zu lassen, wodurch zugleich der Gaswechsel gefördert werden könnte — s. insbesondere bei den Lamellibranchiaten). Außerdem wird von der Möglichkeit der Enddarmatmung gesprochen (Keferstein, 70; Lang, 78). Pagenstecher berichtet über pumpenartige Wasserverschiebungen, welche einerseits zur Ausspülung der Kloake, zur Nahrungsüberführung gegen den Mund hin, zum Aufrühren von Schlamm und Sand usw., vielleicht aber auch zur Förderung des Gaswechsels dienen. Diese Berichte sind auf Lacaze-Duthiers zurückzuführen, der die rhythmischen Erweiterungen und Zusammenziehungen des Darmendes beobachtet hat (s. Milne-Edwards, 85). Lang gibt an, daß die Rectaldrüse von *Dentalium* von zweifelhafter Bedeutung ist; ihr Inneres ist von einem Wimperepithel ausgekleidet, also könnte man auf ihre respiratorische Tätigkeit schließen.

6. Lamellibranchiata (Pelecypoda).

Die ursprünglich zweizeilig gefiederte Kieme wird bei den Protobranchiern angetroffen (sie gleicht dem Ctenidium der Zygobranchier); von derselben läßt sich diejenige der Filibranchier ableiten, indem die Kiemenblättchen mächtig verlängert werden („Kiemenfäden“) und sich umbiegen, so daß an jedem Faden ein absteigender und ein aufsteigender Schenkel unterschieden werden kann; dadurch besteht ein jedes Kiemenblatt aus zwei Lamellen, von denen die aufsteigende oben frei endet, unten in die absteigende übergeht: dabei sind die benachbarten Kiemenfäden selbständig, nur ihre dichtgedrängten Cilien — Cilienbürsten oder Wimperscheiden — können, indem sie ineinander greifen, einen losen Zusammenhang bedingen (aber bei den Arciden und Mytiliden können schon zwischen den ab- und aufsteigenden Schenkeln der Kiemenfäden sogenannte interfoliäre oder interlamelläre Verwachsungen auftreten). Bei den Pseudolamellibranchiern wird eine weitere Oberflächenvergrößerung und Komplikation des Baues der Kiemen bewirkt, indem die Kiemenblätter in der Längsrichtung gefaltet werden; die beiden Lamellen eines Kiemenblattes sind stellenweise durch Querbänder (interlamelläre Brücken, die Blutkanäle enthalten können) verbunden, die benachbarten Kiemenfäden sind entweder nur durch Kiemenbürsten, oder durch interfilamentäre Brücken

verbunden; der obere Rand der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes kann mit dem Mantel verwachsen. Bei den Eulamellibranchiern, wo entweder glatte oder gefaltete Kiemenblätter bestehen und wo der dorsale Rand der aufsteigenden Lamelle des äußeren Kiemenblattes mit dem Mantel, oder auch der dorsale Rand der aufsteigenden Lamelle des inneren Kiemenblattes mit dem Fuße verwachsen ist, finden wir sehr zahlreiche interlamelläre sowie auch interfilamentäre vaskularisierte Brücken (Suturen), so daß jedes Kiemenblatt an beiden Flächen viele Löcher oder Spalten (d. h. unverwachsene Stellen der benachbarten Filamente) aufweist, welche in das innere Lückensystem des Kiemenblattes führen (d. h. in die nicht verwachsenen Stellen der beiden Schenkel oder Lamellen desselben). Auf diese Weise ist also die zweizeilig gefiederte Kieme jederseits zu zwei Kiemenblättern geworden. — Bei den Septibranchiern endlich wird (teilweise durch umgewandelte Kiemen) die Mantelhöhle in zwei übereinander gelegene Abschnitte geteilt, indem sich da ein muskulöses in verschiedener Weise durchlöchertes Septum ausspannt („kiemenlose" Lamellibranchiaten, s. auch PELSENEER, 94a). Was die verschiedenen Abweichungen betrifft (Fehlen der äußeren Lamelle, Verwachsungen etc.) s. LANG (78). (S. WINTERSTEIN in dies. T. d. Handb. p. 80.)

Der Mantel kann vollständig offen sein, oder es verwachsen die Mantelränder an einer oder zwei Stellen (Fig. 79). Bei vollständig offenem Mantel (*Nucula* bei den Protobranchiern, Anomiiden, Arciden, Trigoniiden unter den

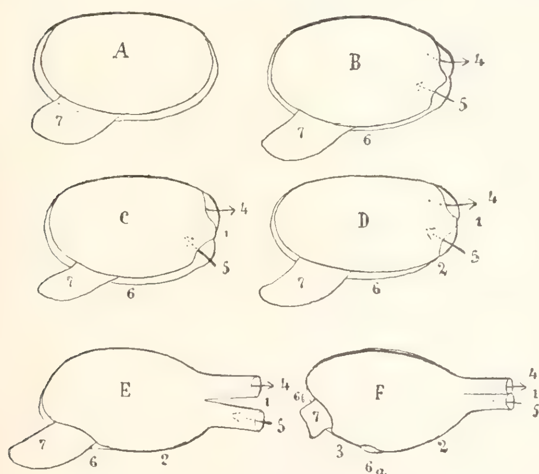


Fig. 79.

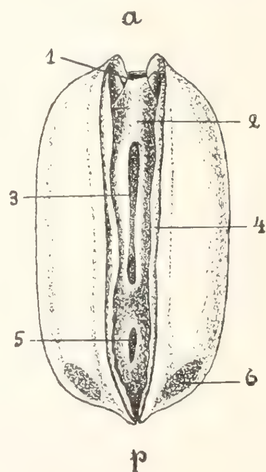


Fig. 80.

Fig. 79. Schemata zur Darstellung der verschiedenen Formen der Mantelverwachsung und Siphonenbildung bei Lamellibranchiern nach LANG (78). *7* Fuß aus der Mantelspalte vorgestreckt, wovon die vorderste nur zum Durchtritte des Fußes dient; A ganz offener Mantel. B Die Ränder des ganz offenen Mantels legen sich an zwei Stellen aneinander, sodaß unvollständig gesonderte Oeffnungen zustande kommen. C Mantelränder an der Stelle *1* verwachsen, die Ausströmungsöffnung (*4*) völlig gesondert. D Mantelränder an den Stellen *1* und *2* verwaehsen, sowohl die Aus- (*4*) als auch die Einströmungsöffnung (*5*) völlig gesondert, die Fußsohle (*6*) zugleich abgetrennt. *E* Die Verwachsungsstelle *2* hat sich vergrößert, sodaß auch eine kleine Fußöffnung (*6*) hervorgebracht wird; die Ein- und Ausströmungöffnungen sind zu langen Siphonen verlängert. F Es erscheint noch eine dicke Verwachsungsstelle *3*, sodaß der Mantel vier Oeffnungen aufweist, die Siphonen sind verschmolzen. *5* Einströmungs-(Branchial-), *4* Ausströmungs-(Anal-)Oeffnung.

Fig. 80. *Kellya suborbicularis.* (nach DES HAYNS aus LANG, 78) von unten. *a* vorne, *p* hinten. *1* vordere (Einströmungs-) Oeffnung, *2* vordere Verwachsungsstelle der Mantelränder, *3* ventrale (mittlere) Oeffnung für den Fuß, *5* hintere (Ausströmungs-) Oeffnung.

Filibranchiern, fast durchwegs bei den Pseudolamellibranchiern, bei einigen Crassatellen unter den Eulamellibranchiern) kann das Atemwasser durch die einzige große Mantelfalte frei zu- und abfließen. — Wo die Verwachsungsstelle hinten und oben liegt, wird distal eine kleinere oben liegende Oeffnung abgegrenzt, Ausströmungs- oder Analöffnung des Mantels, an

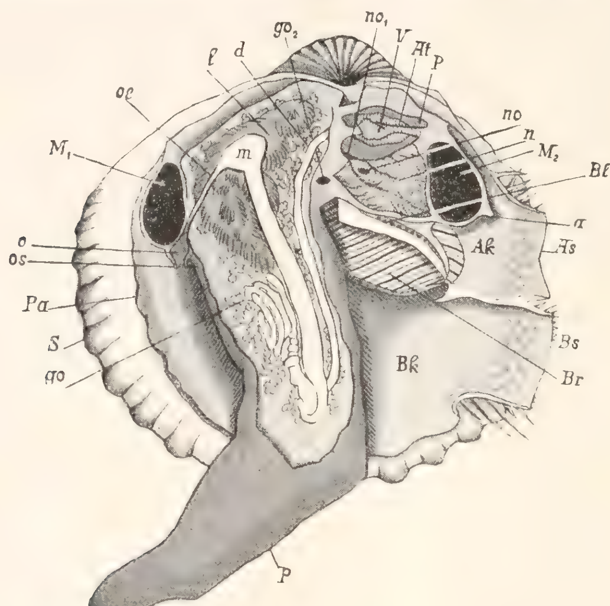


Fig. 81. *Cardium tuberculatum* von der linken Seite (nach GROBBEN aus LANG, 78). *p* Fuß, *S* Schale, *Pa* Mantel, *os* Mundlappen, *o* Mund, $M_1 M_2$ vorderer und hinterer Schließmuskel, go_2 Genitalöffnung, *no* Oeffnung der Niere in die Mantelhöhle, *Bl* Verwachsungsstelle des rechten und linken Ctenidiums hinter dem Fuße, *a* Anus, *Ak* Analkammer der Mantelhöhle mit Analsipho *As*, *Bk* Branchialkammer der Mantelhöhle mit Branchialsipho *Bs*, *Br* Ctenidium (Kieme).

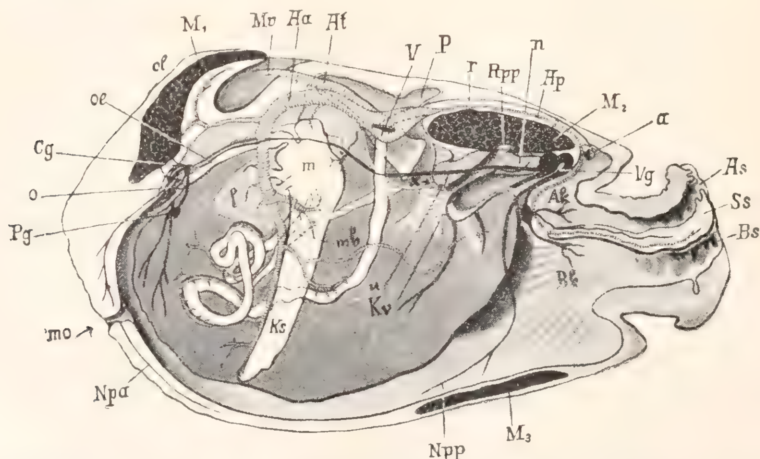


Fig. 82. *Pholadidea* sp. von der linken Seite, nach EGGER aus LANG (78); s. die Bezeichnungen in Fig. 81, außerdem *mo* vordere Mantelöffnung, *Ss* Scheidewand zwischen den beiden Siphonen.

welcher wieder die beiden Mantelränder auseinanderweichen; wenn der Mantelrand dieser Oeffnung nach hinten auswächst, ragt zwischen den Schalenklappen der kontraktile Analsipho hervor; meist legen sich darunter in einiger Entfernung die Mantelränder beider Seiten wiederum aneinander: so kommt es zur Ausbildung der Einströmungs- oder Branchialöffnung, deren Ränder ebenfalls nach hinten zu einem Branchialsipho auswachsen können (wobei allerdings der letztere unten einen Schlitz hat, da die Mantellappen, die ihn bilden, nicht verwachsen sind) (unter den Protobranchiern *Leda sulcata*, Filibranchier, Mytilidae, Eulamellibranchier, eine Reihe von Familien sind eingehend geschildert bei LANG, 78; unter den Protobranchiern besitzt *Solemya* eine ausgedehnte Mantelverwachsung in der ganzen hinteren Hälfte des ventralen Mantelrandes: durch den vorderen Schlitz wird der Fuß vorgestreckt, in dem hinteren befindet sich zugleich die Einwie auch die Ausströmungsöffnung). — Wenn sich nun auch die Respirationsöffnung durch Verwachsung ihrer vorderen Wand von der großen vorderen Schlitzabteilung abgrenzt, kommen drei Oeffnungen zustande (Fußschlitz, Einströmungs- und Ausströmungssipho: bei den Protobranchiern *Leda* — ausgenommen *L. sulcata* — *Yoldia*, die meisten Lamellibranchier, alle Septibranchier, s. LANG, 78). Es bestehen nun große Verschiedenheiten in der Ausdehnung der Verwachsungsstellen des Mantels, von denen wir nur folgende erwähnen: *Dreissensia*, Pholadiden, Teridiniden etc., wo vor dem Atemloche der Mantel bis auf eine kleine Oeffnung vorne geschlossen ist, weiter *Kellya* (Fig. 80) (mit anderen Eryciniden, s. schon bei MILNE-EDWARDS, 85), wo die mittlere große Oeffnung für den Fuß, die kleine vorderste als Ein-, die ebenfalls kleine hinterste als Ausströmungsöffnung dient, was auch bezüglich der Richtung des Wasserstromes für *Scioberetia*, *Chlamydoconcha* und andere Muscheln mit teilweise oder ganz von dem Mantel umwachsenen Schalen gilt. (Ueber Fälle mit vier Mantelöffnungen s. LANG, 78; nach COOKE, 31a, sollte

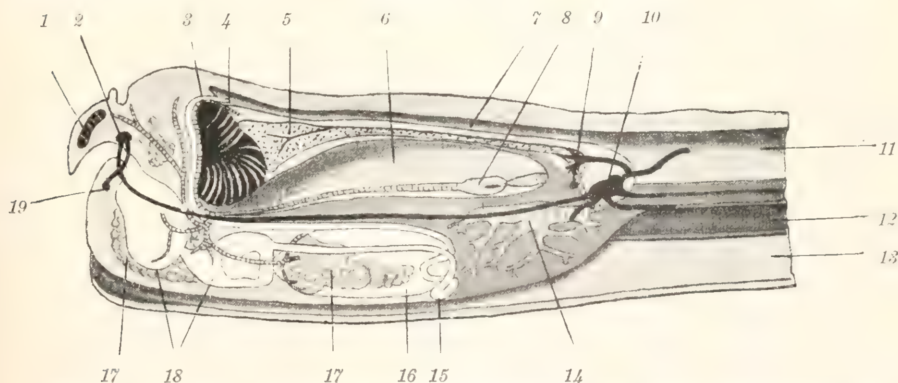


Fig. 83. *Teredo navalis*, vorderer Körperabschnitt, nach BENK schematisiert, aus LANG (78). *1* vorderer Schließmuskel, *3* hinterer Schließmuskel, *4* Anus, *5* Niere, *7* analer Kanal, *11* Ausströmungsfach der Mantelhöhle, *12* Einströmungsfach der Mantelhöhle, *14* Kiemenvene.

die vierte Oeffnung gemäß einigen Autoren der Wasseraufnahme bei eingezogenen Siphonen dienen, doch handelt es sich um eine für den Byssusapparat bestimmte Vorrichtung). Daß bei den Tieren, die vom Mantel umwachsene Schalen besitzen, derselbe zugleich respiratorisch tätig ist, läßt sich kaum bezweifeln, s. auch PAGENSTECHER (91).

Wenn die beiden Kiemen, welche im Bereiche des Fußes mit diesem verschmelzen, distal — wo der Fuß aufhört — von beiden Seiten her in der Mittellinie der Mantelhöhle miteinander verschmelzen, wird eine Scheidewand gebildet, die —

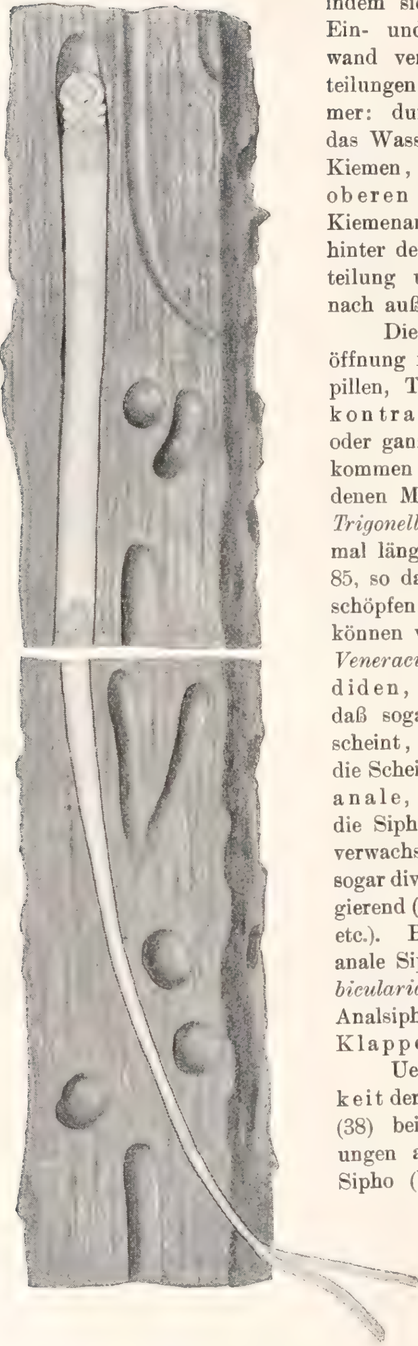


Fig. 84. *Teredo navalis* in der Holzröhre, nach MEYER und MÖBIUS aus LANG (78). Das Mittelstück weggelassen. Kalkröhre größtenteils unverletzt.

indem sie sich mit der vom Mantel zwischen dem Ein- und Ausströmungssipho gebildeten Scheidewand verbindet — die Mantelhöhle in zwei Abteilungen trennt, eine obere und eine untere Kammer: durch den Einströmungssipho strömt das Wasser in die untere Kiemenhöhle zu den Kiemen, dann jederseits neben dem Fuß in dem oberen Teil der Mantelhöhle, die hier durch die Kiemenansätze in zwei Kanäle getrennt ist, in die hinter dem Fuß einheitliche hintere und obere Abteilung und durch den Ausströmungssipho nach außen (Fig. 81 u. 82).

Die Analöffnung ist häufig, die Branchialöffnung fast immer gefranst oder von Warzen, Papillen, Tentakeln umstellt. Die Siphonen sind kontraktil und ausdehnbar, können zeitweise oder ganz in die Schale zurückgezogen werden. Es kommen sehr lange Siphonen unter den verschiedenen Muschelabteilungen neben kürzeren vor (bei *Trigonella piperita* kann der Einfuhrsipho bis sechsmal länger sein als das übrige Tier, MILNE-EDWARDS, 85, so daß er auf große Distanz das frische Wasser schöpfen kann), der Ein- und Ausströmungssipho können völlig verwachsen sein (Mactriden, einige *Veneracia*, *Lutraria*, *Solen*, *Solenocurtus*, Pholadiden, viele Anatiniden, Clavagelliden), so daß sogar äußerlich der Sipho einheitlich erscheint, indem seine Doppelnatur nur durch die Scheidewand zum Vorschein kommt (der obere, anale, der untere, branchiale Kanal); oder die Siphonen verlaufen nur auf eine gewisse Strecke verwachsen (*Petricola*, *Teredo* [Fig. 84 u. 85] etc.), sonst sogar divergierend, oder völlig getrennt und ganz divergierend (*Galatea*, Donaciden, Scrobiculariden etc.). Bei *Modiolaria* (Mytiliden) ist nur der anale Sipho ausgebildet; bei *Dreissensia* und *Scrobicularia* ist der Branchialsipho weit länger als der Analsipho (Fig. 85). Im Analsipho kommen öfters Klappen vor als im Branchialsipho (LANG, 78).

Ueber die ausgezeichnete Bewegungsfähigkeit der Siphonvorrichtung hat insbesondere DUBOIS (38) bei *Pholas dactylus* ausgedehnte Untersuchungen angestellt: der aus zwei Röhren gebildete Sipho (bis 15 cm lang, also 3mal länger als die Schale) kann verschiedenartig geneigt, gedehnt, verengt, verkürzt und verlängert werden, sowie pendeln etc., was in der Zusammensetzung der Wand aus sehr vielen Schichten der Muskulatur Erklärung findet. Die Bewegungen sind einerseits rasch, andererseits gedehnt, in Beziehung zu zweierlei Art von Muskelelementen. Auch die Scheidewand

der beiden Kanäle des Siphos ist beweglich. Indem sich die Mündung schließt und die Form birnförmig wird, kann durch plötzliche Zusammenziehung der Wasserinhalt weit ausgespritzt werden. Der ventrale Aspirationskanal hat eine größere Mündung, welche von kleinen tentakelartigen Gebilden besetzt ist: wird diese Mündung partiell geschlossen, so verhindern die letzteren das Eindringen von Partikeln ins Innere. Der dorsale Kanal ist um einige Millimeter länger und mündet etwas nach hinten gekehrt, so daß der Mischung seines Stromes mit demjenigen des ventralen Kanals vorgebeugt wird.

Die gesonderte Entwicklung der Ein- und Ausströmungsöffnungen sowie der Siphonen etc. steht im innigen Zusammenhange mit den Lebensbedingungen der Muscheln, welche meistens im Schlamm, Sand oder auch Holz, Gestein etc. leben. Der Wasserstrom ist Atemstrom und Nahrungszufuhrstrom zugleich, gleichzeitig werden mit dem Strome die Fäkalmassen nach außen entleert sowie auch Harn- und Geschlechtsprodukte; die Differenzierung der Stellen seines Eindringens in den Körper und seiner Abführung ist höchst zweckmäßig. Wo die Tiere allseitig vom Wasser bespült oder frei am Boden der Gewässer liegen, kommt gewöhnlich eine große Mantelspalte vor, durch die das Wasser frei strömen kann; die Branchial- und Analöffnung sind wenig oder überhaupt nicht ausgebildet. Mit dem Untertauchen des Vorderkörpers in den Schlamm, in dem der Fuß weit vorgestreckt das Tier bewegt, entwickeln sich die beiden Oeffnungen für den Wasserstrom an dem hinteren frei ins Wasser ragenden Hinterkörper. Lange Siphonen (Fig. 84) werden bei den tief im Schlamm, Sand, Holz, Gestein versteckten Muscheln angetroffen, wo es zugleich oft zum weitgehenden Verschlusse des Mantels kommt, da der Fuß nicht mehr zur Bewegung benutzt wird und oft stark reduziert ist.



Fig. 85. *Scrobicularia piperata* im Schlamm eingegraben (nach MEYER und MÖBIUS aus LANG, 78). Der Einströmungssipho nimmt von großer Entfernung Nahrungs- und Atemwasser ein, der Ausfuhrstrom ist durch den kürzeren Analsipho auf die entgegengesetzte Seite abgelenkt.

Der Wasserstrom an den Kiemen sowie auch an den übrigen Flächen wird hauptsächlich durch die Flimmerbewegung erhalten, obwohl auch noch andere Hilfsvorrichtungen des Wasserwechsels, die wahrscheinlich ebenfalls einige respiratorische Bedeutung haben, angeführt werden können (s. weiter die eigenen Kiemenbewegungen, stoßweise zustande kommende Schalenbewegungen, Lokomotion, Wasseraufnahme in den Körper).

In ENGELMANNS (39) historischer Zusammenfassung wird angeführt (s. auch TODD, Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Vol. I, 1835), daß schon ANTONIUS DE HEIDE (1683: Anatome Mytili, Amsterdam, p. 45) den durch Flimmertätigkeit der Kieme zustande kommenden Wasserstrom bei der Mießmuschel beobachtet hatte, aber erst von W. SHARPEY (Edinb. Medic. and Surgic. Journ., Vol. 34, 1830; s. auch Art. Cilia in Cyclop. Anat. and Physiol.) sind eingehendere Untersuchungen angestellt worden; weiter wird C. G. CARUS (Lehrb. d. vergl. Zootomie, Teil 2, 1834, p. 551) und selbständig J. PURKINJE und G. VALENTIN (De phaenomeno generali et funda-

mentali motus vibratorii continui etc. comment. physiol., p. 35 u. 50, Vratislaviae 1835) angeführt. — Bei TREVIRANUS (124) finden wir folgende Schilderung der Geschichte und der Befunde: „Auf der Oberfläche der Fühlblätter der Muscheltiere finden wellenförmige Zusammenziehungen und Ausdehnungen, die von einer Stelle zur anderen fortschreiten, und im Innern derselben höchst schnelle, zitternde Bewegungen flimmernder Punkte statt. An den Kiemen konnte ich bloß diese inneren Bewegungen wahrnehmen. Die flimmernden Punkte bleiben noch und setzen ihr Zittern fort, wenn man auch jene Organe durch Zerdrücken ganz in eine Gallerte verwandelt hat. Diese Bewegungen entdeckte zuerst DE HEYDE an *Mytilus edulis* (motus radiosus). ERMAN teilte Beobachtungen darüber in den physikalischen Abhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften, Jahrg. 1816—17, p. 214 mit. Ich beschrieb sie näher im 3. Bande der Vermischten Schriften p. 239 nach Beobachtungen an der Entenmuschel. Die dabei vorgehende Anziehung und Abstoßung des Wassers nahm STEINBUCH (Analekten neuer Beob. u. Unters. f. d. Naturkunde,

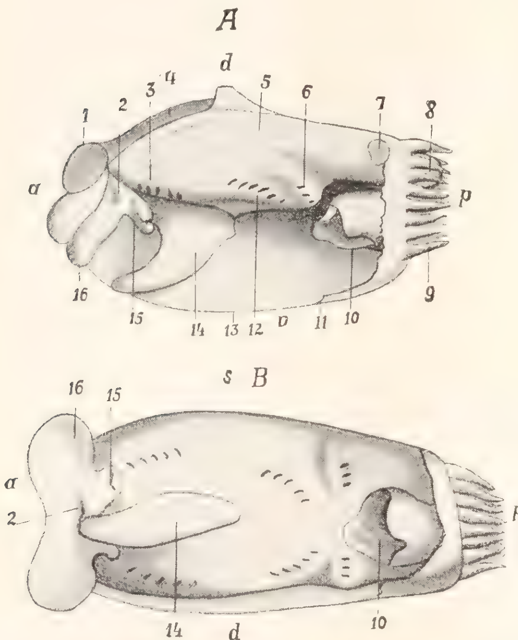


Fig. 86. Weichkörper von *Silenia Sarsii* (Cuspidaride) nach PELSENEER aus LANG (78). A von der linken Seite, nach Entfernung des Mantels. B von der Ventralseite, nach Entfernung des größten Teiles des Mantels. *a* vorne, *p* hinten, *d* dorsal, *v* ventral, *d s* rechts, links, *2* Mund, *3* vordere Gruppe der Kiemenspalten, *5* Kiemenscheidewand, *6* hintere Gruppe der Kiemenspalten, *8* Analsipho, *9* Siphonaltentakel, *10* Klappe der Branchial- oder Einströmungsöffnung, *11* Stelle, wo die beiden die Fußöffnung begrenzenden freien Mantelränder verschmelzen, *12* mittlere Gruppe der Kiemenspalten, *13* freier Mantelrand, *14* Fuß, *15*, *16* hintere und vordere Mundlappen.

Fürth, 182, p. 46, 89) auch an den Kiemen der Wassersalamander- und Froschlarven und an den Armen des Federbuschpolypen wahr. Neuerlich ist sie von SHARPEY (The Edinb. Med. and Surg. Journ., 1830) auch auf der Oberfläche der Haut der Frosch- und Salamanderlarven und an den Kiemen der wasseratmenden Gasteropoden, einer Amphitrite und der Actinien sich zeigend beschrieben. Er hat aber, unbewandert in dem, was andere vor ihm darüber gesagt hatten, die sonderbaren, im Innern jener Organe bei den Muscheltieren stattfindenden Bewegungen nicht deutlich wahrgenommen, sondern leitet die Erscheinung Wimpern ab, womit die Kiemen besetzt seyn sollen. O. F. MÜLLER sahe die flimmernden Punkte bloß abgesondert von den Kiemen und beschrieb sie als eine Art seiner Infusoriengattung *Leucophra* (Zool. Dan., Bd. 2, p. 14). Man muß sie auf jeden Fall, da sie beständig in den erwähnten Organen der Muscheltiere vorkommen, für Wesen halten, die zwar selbständig sich bewegen, doch zugleich integrierende Teile der Werkzeuge des Atemhohlens dieser Thiere sind.“ — v. BAER (6) hat gelegentlich seiner Untersuchungen

über das Brutgeschäft der Muscheln seine Verwunderung ausgedrückt: „sonderbar ist es, daß man die Muschelbrut glücklich preist, im Innern der mütterlichen Kiemen ihr Atmungsbedürfnis recht befriedigen zu können“; er ist aber sichtlich geneigt, das Atembedürfnis der Brut gegenüber dem Nahrungsbedürfnis geringzuschätzen: „offenbar wird die Mutter von dem eingezogenen Wasser den besten Teil für sich nehmen und die Jungen würden wohl, wenn sie frei im Wasser lägen, besser atmen können — wo wäre überhaupt der Embryo, dem das Atmungsbedürfnis größer wäre als sein Nahrungsbedürfnis“.

Ueber den Mechanismus der Bespülung der Kiemen mit Atemwasser hat sich später eine Diskussion unter den englischen Zoologen entwickelt, über die wir nur eine flüchtige Uebersicht geben wollen. Clark (27) hat auf Grund seiner insbesondere mit Quecksilberfüllung des Analsiphos bei *Pholas* ausgeführten Untersuchungen jede Kommunikation zwischen dem analen und branchialen Sipho geleugnet; den Cilien schreibt er nur die Aufgabe von „eliminating mechanism of the oxygen“ oder „to beat and subdivide the water, that the oxygen may be the more easily extracted“ zu; er beruft sich auf die Erfahrung, daß Exemplare von *Pholas*, welche wegen ihres hoch über dem Meeresspiegel eingenommenen Standorts nur während der größten Frühlingsfluten (etwa 2 Stunden lang während 75 Tagen) vom Wasser bespült werden, nach der Eröffnung ein Flimmerspiel aufweisen, obwohl hier in der Norm keine Branchialströme bestehen können. Der Analsipho soll die Fähigkeit besitzen, selbständig das Wasser zeitweise aufzunehmen und wieder zu entleeren, hauptsächlich aber gelangt der Respirationsstrom durch den Branchialsipho oder die Pedalöffnung nach innen, die Entleerung kommt zuweilen durch dieselben Oeffnungen zustande. Bei den Soleniden, Myaden, Lutrarien u. a., sowie bei *Veneres*, *Cardia* etc. strömt bei Eröffnung der Schale das Atemwasser durch die pedale oder ventrale Oeffnung ein, bei der Schließung durch die branchiale aus. (Der Autor beruft sich auch auf seine Beobachtungen an teilweise [mit den Siphonöffnungen oder mit der Pedalöffnung] im Wasser untergetauchten Tieren, doch lassen sich diese Verhältnisse für die Beurteilung der normalen Wasserdurchspülung nicht verwerten.) Bei *Teredo* soll der Wasserwechsel an der Kiemenoberfläche nur durch die Branchialöffnung — vermittelst gewisser Muskelvorrichtungen — erfolgen. Der Wasserwechsel des analen Siphos soll der Entfernung der Exkremente etc. dienen, obwohl in der weiteren Arbeit auch über die respiratorische Funktion desselben diskutiert wird.

Alder und Hancock (2) haben sich entschieden gegen Clarks Deutung des Respirationsmechanismus bei den Lamellibranchiern gewendet. Eine der Clarkschen ähnliche Ansicht hat vorher schon Garner ausgesprochen, wenigstens für *Solen*, *Hiatella*, *Mya*, *Pholas*, *Teredo* u. a., wahrscheinlich bloß auf Grund von anatomischen Untersuchungen. Die beiden Autoren haben ihre Beobachtungen unter den schonendsten Verhältnissen angestellt und gesehen, daß das normale Tier von *Pholas* und *Mya* eine regelmäßige Strömung aufweist, indem das Wasser durch den Branchialsipho ein- und durch den Analsipho ausfließt; daß es sich um Kommunikation beider Oeffnungen handelt, folgt aus dem Umstande, daß sonst an dem ganzen Schalenrande sich das umgebende Wasser in völliger Ruhe befindet; bei *Mya arenaria* wurde während einer Viertelstunde nicht auf einen Augenblick die ruhige Kiemendurchströmung unterbrochen. Bei *Pholas crispata* ließ sich mit Indigo gefärbtes Wasser durch die Einatmungsöffnung einführen und es konnte einigemal — allerdings nur immer im ersten Versuche — der Farbstoff im Ausatmungsstrome der Analröhre nachgewiesen werden, nachher wies das Tier die gefärbte

Flüssigkeit zurück; wo es gelang, den blauen Strom dem Analsipho entströmen zu sehen, wurden keine größeren Partikeln darin wahrgenommen. Es besteht keine Oeffnung zwischen dem Fuße und den Kiemen, noch zwischen letzteren und dem Mantel — die Kommunikation findet nur durch winzige Durchbrechungen der Kiemenlamellen statt, welche zugleich als Filtervorrichtungen fungieren. — Dann haben die Autoren eingehender den Verlauf der Strömungen an den Kiemenflächen verfolgt: der Farbstoff wurde in Gestalt kleiner durch schleimartige Substanz zusammengekitteter Massen in Fädchenform verfolgt, die sich an den freien Kiemenrändern in mächtigere Ströme zusammenschlossen und weiter zum Mundgebiete bewegten. — Im ganzen läßt sich die Vorstellung bilden, daß durch den Flimmerstrom der Analröhre in der Analkammer eine Tendenz zur Vakuumbildung entsteht (sowie in den daselbst mündenden Interbranchialröhrchen der Kiemenblätter): dadurch sowie durch die Tätigkeit der Cilien in den Kiemenmaschen wird von der Branchialröhre ein kontinuierliches Wassernachströmen durch die Maschen erzeugt, während die gröberen darin enthaltenen Partikeln an der Kiemenoberfläche zurückbleiben. Im Grunde ähnliche Verhältnisse wurden auch bei *Pullastra perforans, Cardium edule, Mytilus edulis, Pecten opercularis* sichergestellt.

Diesen Autoren gegenüber hat Clark aber weiterhin seine Ansicht dadurch aufrecht zu erhalten gesucht, daß die Flimmertätigkeit nicht dem respiratorischen Wasserwechsel dient (insbesondere legt er da auf die angeblich „chaotische“ Tätigkeit der Cilien Gewicht, so daß es ihm unmöglich erscheint, daß daraus ein regelmäßiger Strom resultieren könnte), und daß die eigentliche Atemventilation durch Schalenbewegungen und Bewegungen der Siphone zustande kommt: er unterscheidet die regelmäßigen, etwa in 3—4 Minuten bei Pholaden (sowie *Pullastra pullastra, P. decussata*), in 1—2 Minuten bei *Veneres* erscheinenden Bewegungen, bei denen das Wasser die Pedalöffnung durchströmt, bei gleichzeitig geschlossenen beiden Siphonen, die sich dann wieder öffnen und Wasser auslassen sowie aufnehmen; außerdem sind unregelmäßige, etwa in 5 Minuten wiederkehrende starke Ausspritzungen aus den beiden Siphonen zugleich oder nacheinander zu verzeichnen (unter den Pholaden insbesondere ist das gleichseitige Auspressen aus dem Branchialsipho und der Pedalöffnung auffallend bei *Pholas*). — Es scheint, als ob Clarks Beobachtungen unter etwas abweichenden Bedingungen durchgeführt wurden, denn Alder und Hancock wären solche Bewegungserscheinungen sicher nicht entgangen; allerdings ist es zweifelhaft, ob man hierin Atembewegungen zu sehen berechtigt ist (s. weiter unsere Versuche). — Sonstige Einwendungen Clarks sind nicht stichhaltig (z. B. was die verhältnismäßige Weite der Branchial- gegenüber der Analkammer betrifft usw.). Auch aus dem Umstande, daß er zwar das gewöhnliche Vorkommen eines efferenten Analstromes anerkennt, aber von außerordentlicher Regelmäßigkeit desselben (Alder und Hancock) nichts wissen will, läßt vermuten, daß er an irgendwie gereizten Tieren Beobachtungen angestellt hat, obwohl er ausdrücklich von normalen Verhältnissen spricht. — Des weiteren führen wir an, daß Clark (26) über Kontraktionen und Dilatationen der Kiemenblätter von *Pholas dactylus* (vermittelst eines Vergrößerungsglases an einem großen Exemplare beobachtet) berichtet, denen dann Tätig-

keit der Siphomuskeln folgt. Außerdem konnte er während einer ganzen Stunde einen Wasserstrom durch den Branchialsipho, den er allein „dem Einflusse des Wassers ausgesetzt“ hatte, verfolgen, während der längere anale „isoliert“ war und keinen Ausfluß aufwies, dagegen sogleich nach Berührung mit dem Wasser. Endlich ist Clark beflissen, auf verschiedene Weise die „Impermeabilität“ der Kiemenlamellen nachzuweisen, sowie durch Heranziehung von Anomiae und Ostreae, bei denen spezielle Zu- und Abfuhrwege für Wasser fehlen, die regelmäßige Flimmerbewegung zu leugnen.

Woodward (141), der an *Pholas candida* und *P. dactylus* Untersuchungen angestellt hat, gibt an, daß der Fuß vollständig die Pedalöffnung erfüllt, so daß keine Wasserströmung daselbst möglich sein soll; der Einfuhrstrom des Branchialsiphos bringt Partikel mit, der Ausfuhrstrom des Analsiphos soll immer ganz klar sein; größere Körperchen bedingen den Verschlus der Schalen und partielle Retraktion der Siphonen, wobei etwas Wasser ausgepreßt wird. Auch die Beobachtungen an *Donax anatinus, Tellina solidula, T. tenuis, Syndosmya alba* haben dem Autor eine völlige Uebereinstimmung mit den Ergebnissen von Alder und Hancock ergeben.

Ueber *Cardium exiguum* gibt Gosse an, daß der Inspirationsstrom intermittent, dagegen der Exspirationsstrom ununterbrochen zu sein pflegt, wobei die Analröhre als zarter ellipsoider Sack bei der Eröffnung der Schalen ganz merklich hervorgestreckt wird und beständig lateral sowie longitudinal sich kontrahiert sowie erweitert, sich nach allen Richtungen biegt, auch partiell einschnürt usw. — Ueber *Panopaea Aldrovandi* s. Woodward.

Zu dem zwischen Clark auf der einen und Alder und Hancock auf der anderen Seite entstandenen Streite hat Williams (139a) folgende Bemerkungen gemacht: Clark soll darin im Rechte sein, daß der Einfuhrstrom durch diastolische Entfernung der Schalen hervorgebracht wird (an den Wänden des Branchialsiphos wenigstens kommen keine Cilien vor), aber er darf nicht die Durchgängigkeit der Kiemen bestreiten; Hancock ist nicht berechtigt zu der Annahme, daß das ganze durch den Branchialsipho aufgenommene Wasser allein durch den Analsipho ausströme. Das Aufnehmen von Wasser durch den Analsipho ist nur zufällig und unregelmäßig und von keiner respiratorischen Bedeutung, ja das Ausfließen von Atemwasser aus demselben ist noch weit kontinuierlicher als der Einfuhrstrom des Branchialsiphos. Nach dem Verschließen der Schale und des Analsiphos wird durch den Schlag der Cilien eine kontinuierliche Zirkulation der eingeschlossenen Wassermenge unterhalten, indem das Wasser aus den Kiemenräumeu durch laterale Spalten wieder in die ventrale Kammer zurückkehrt, was von hoher Bedeutung insbesondere während eines längeren Aufenthaltes in der Luft ist. — Weiter teilt Williams einige Bemerkungen über unwesentliche Abweichungen des Respirationsstromes bei *Mytilus, Pecten, Cardium, Pholas* etc. mit und bildet das betreffende Verhalten in mehreren schematischen Figuren ab (bei *Cardium* soll der Exhalationsstrom weit regelmäßiger sein als bei *Pholas* usw.)

Alder (1) hat einige unberechtigte Einwände von Williams (die wir übergehen) zurückgewiesen und seine älteren sowie Hancocks Beobachtungen angeführt, bei denen sie gelegentliche Aufnahme und Abgabe des Wassers durch alle Mantelöffnungen von *Turtonia minuta, Montacuta bidentata, Chamostrea* gesehen hatten.

Eine eingehende Beschreibung der respiratorischen Einrichtungen der Lamellibranchiatenkieme hat Williams veröffentlicht; wir heben davon nur hervor, daß er gewissen „transverse intervectal pieces of irritable and con tractil tissue“ große Bedeutung zuspricht: durch ihre Kontraktion können angeblich die „intervectal stigmata“ geschlossen werden, wonach der Atemstrom auf-

hört; auf diese Weise soll die Einfuhr von reizenden Substanzen durch die Kiemenlamellen verhindert werden; außerdem spricht er über „alternate movements of the shutting and opening of the bars“ als von einem wichtigen Mittel „to the sieving operation of the gill“ und stellt diese Funktion als ebenso bedeutend wie diejenige des Cilienspieles dar. Außerdem führt er als wichtiges Hilfsmittel des Atemstromes an, daß „the long pieces of the interlamellar framework are capable of shortening the length of the water-tubes, the cross pieces of diminishing their diameters: these actions impel, interrupt, facilitate etc. the breath-giving currents“. „The true ciliary current is reinforced, quickened from time to time by the contractile voluntary action of the musculo-fibrous parts which constitute the intervectal and interlamellar framework“. (S. weiter.)

MILNE-EDWARDS (85) schließt seine Schilderung des Atemmechanismus an ALDER und HANCOCK an.

In seinen schönen Untersuchungen über die Lebensweise und Entwicklung des Bitterlings (*Rhodeus amarus*), welcher Fisch in die Kiemen von *Anodonta* und *Unio* ablaicht (s. Fische), bespricht OLT (90) BONNETS Angabe, daß der Wasserstrom aus der Mantelhöhle durch die „respiratorischen Kanäle“ in die Interlamellarräume und weiter in die Kiemengänge eindringt, und prüft durch eigene Versuche die Verhältnisse der Filtration von fein im Wasser verteilten Körperchen (Schwefelmilch, Karmin aus ammoniakalischer Lösung mittels Essigsäure ausgefällt), indem er die Emulsionen auf verschiedene Stellen des Schalenrandes auftropft oder die eine Schalenhälfte (abgetrennt vom Mantel und von den Muskeln) entfernt, auch Fenster in die Kiemengänge einschneidet oder Teile der Kiemenlamellen abträgt; außerdem hat er *Anodonta cellensis* vermittelst eingeführter Glaskeile geöffnet und schwebend aufgehängt, um Einblick zwischen die einzelnen Kiemenblätter zu gewinnen. Er stellt fest, daß tatsächlich der Wasserstrom in der von BONNET erwähnten Richtung verläuft, daß aber die festen Teilchen an den Kiemenflächen erfaßt werden, wodurch also nur filtriertes Wasser weiter in das Innere der Kiemenblätter bis in die Kloake befördert wird. Die zurückgebliebenen Körperchen werden hauptsächlich gegen die Mundlappen geführt, und zwar nachdem sie an der Kiemenoberfläche mit Schleim zu Klumpen geballt wurden, oder als lange ketten- oder strangartige Gebilde: von der äußeren Fläche des lateralen Kiemenblattes werden sie direkt nach der Rinne zwischen der Insertion des Mantels und der angrenzenden Kieme bewegt und hier wandern sie bis zum Mundlappen, wo sie endlich als größere Massen in der Nähe des Mundes abfallen; von der inneren Fläche des äußeren Kiemenblattes werden sie in die Rinne zwischen dem letzteren und dem inneren Kiemenblatte abgegeben und von da nach abwärts über die äußere Fläche desselben bis zum freien Rande der inneren Kieme und längs der Kante weiter bis zum Mundlappen; zu derselben Kante strömen die an der inneren Fläche des inneren Kiemenblattes befindlichen Teilchen, so daß endlich jederseits zwei Ströme (Kiemenmantelrinne und freie innere Kiemenkante) zusammentreffen. Außerdem gibt es minder scharf gesonderte Stromrichtungen an den äußeren Flächen des Körpers, einerseits gegen die innere Kieme, andererseits über die hintere Fußkante zum Schalenrand und nach außen; an der Fußkante läßt sich keine bestimmt gerichtete Strömung entdecken. — Eingeführte Körperchen werden also auch am unteren Schalenrande angehäuft, teilweise

werden sie auch bei raschem Verschließen der Schale aus dem Atemsipho ausgeworfen. In das Innere der Interlamellarräume künstlich eingeführt bewegen sich die Teilchen in die Kiemengänge hinein: aber ohne Beschädigung der Kiemenflächen dringen niemals die Körperchen in das Innere der Kiemen. — Spezielle Versuche mit Farblösungen sprachen nicht für die Möglichkeit, daß das Wasser durch den freien Spalt zwischen der inneren Kieme und der Mantelhöhle strömt.

Abweichende Verhältnisse sollen bei *Dreyssenia polymorpha*, *Cyclas cornea*, *Pisidium* vorkommen, indem von der äußeren Kiemenfläche die festen Teilchen abwärts nach dem freien Rande und weiter zum Munde befördert werden (also kein Strom in der Kiemenmantelrinne besteht); siehe noch weiter.

Weiter müssen wir ausführlicher über STENTAS (121, 122) wichtige Untersuchungen Bericht erstatten. Mit Nachdruck unterscheidet der Autor zwischen dem eigentlichen, schon in der Ferne sich kundgebenden Wasserstrom und den längs der flimmernden Flächen ziehenden Strömungen, die er „Wandströmungen“ nennt (dieselben sind scharf auf die dem Epithel benachbarte Wasserschicht beschränkt). Der durch die untere Mantelöffnung (bzw. Sipho) eintretende Wasserstrom verläuft durch die infrabranchiale Kammer des Mantels, durch die an den Kiemenlamellen befindlichen Spalten in die suprabranchiale Kammer und von hier aus durch die dorsale Auswurfsöffnung (bzw. Sipho) in das umgebende Wasser. Das an den siebartigen Kiemenoberflächen festgehaltene Plankton wird mit Schleim überzogen und durch die Tätigkeit eigentümlicher besonders wirkender Flimmerhaare, die im allgemeinen in der Richtung vom oberen befestigten zum unteren freien Rande der Kiemenlamelle schlagen, auf die untere Kante des Kiemenblattes und zum Mundlappen geführt.

Was nun die in der Nähe des Mundes angehäuften Nahrungspartikel betrifft, so werden dieselben von Zeit zu Zeit in den Mund aufgenommen, während die fremden Körperchen von dem frei ins Wasser ragenden Teil des Mundgebietes durch heftiges zeitweiliges Schließen der Schale nach außen entleert werden; solche Bewegungen werden bei halboffenen sowie siphoniaten Formen zeitweise beobachtet (über ihre mögliche Respirationsbedeutung s. weiter); es werden ferner die Fremdkörperchen durch die untere ausführende Rückströmung des Mantels an den Rand des letzteren und durch Schalenbewegung durch die untere Mantelöffnung in das umgebende Medium hinausbefördert. Es werden also in der infrabranchialen Kammer zwei entgegengerichtete Wandströmungen beobachtet: die obere (an den Kiemenflächen, dient der Nahrungszufuhr längs der am unteren Rande der Kieme befindlichen Rinne) und die untere (an der inneren Manteloberfläche, gewöhnlich an der Oberfläche des Rumpfes und an der inneren gerieften Fläche der Mundlappen). THIELE (123) gibt für die Najaden an, daß an der inneren Mundlappenfläche eine zuleitende Strömung vorhanden ist. (Ueber die respiratorische Bedeutung der Mundlappen s. LANG, 78).

Diese Wandströmungen sind also keinesfalls als Gegenströme des Atemstromes aufzufassen (ähnlich wirkt der Flimmerbesatz der Trachea keinesfalls dem Luftstrome entgegen).

Was die einzelnen Formen betrifft, so besteht für die Nahrungsströmung eine große Uebereinstimmung, indem im allgemeinen die Flimmerhaare zum unteren Rand der Kiemenlamellen schlagen, wo dann die Nahrungsteilchen in einer Wimperrinne von hinten nach vorn zum Mundlappen und schließlich zum Munde geführt werden; größere Unterschiede sind zu verzeichnen bei der Entfernung der in der infrabranchialen Kammer befindlichen Fremdkörper; offene Formen (*Pecten*, *Lima*, *Meleagrina*, *Anomia*) klappen ihre Schalen kräftig zusammen, wodurch mit dem Mantelwasser auch die im Mantelraume vorkommenden Fremdkörper ausgestoßen werden; bei den übrigen lassen sich folgende Fälle der längs des Mantelrandes verlaufenden unteren Rückströmung anführen: entweder werden die Fremdkörper an die hintere obere Grenze der infrabranchialen Kammer geführt und ganz nach außen entfernt (*Mytilus*, *Arca*, *Pinna*), oder nur bis zu einer Stelle, gewöhnlich unmittelbar vor dem unteren Sipho, von wo sie durch kräftiges Ausstoßen des Mantelwassers entfernt werden (*Ostrea*, *Cardium*, *Psammobia*, *Unio*, *Anodonta*, *Solen*). Es bestehen hier im Verlaufe der unteren Rückströmung stark entwickelte Wimperhaare und Schleimdrüsenzellen, bei *Solen* und *Pinna* sogar eine eigentümlich differenzierte Wimperrinne.

WALLENGREN (131), welcher an *Anodonta cygnea*, *A. anatina*, *Unio pictorum*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*, *Ostrea edulis* Beobachtungen angestellt hat, findet, daß die Einströmung durch jede beliebige in die infrabranchiale Kammer führende Oeffnung stattfindet, während die Ausströmung im allgemeinen nur durch den Analsipho geschieht. Beide Strömungen sind voneinander abhängig. Die Wasserbewegung kommt in erster Linie durch die Seitenwimpern der Kiemenfilamente und die Wimpern der interfilamentären Kanäle und Lamelleninnenflächen zustande; bei den Najaden und *Mya* wahrscheinlich außerdem durch die pallialen Wimpern der suprabranchialen Kammer und vielleicht die Randmembranellen; bei *Mytilus* spielen vielleicht auch die Cirren am Hinterrande der Filamente eine Rolle. Schwankungen in der Stromstärke sind immer Reizerscheinungen und werden durch Muskelkontraktionen verursacht: es kommen Unregelmäßigkeiten des Stromes vor oder derselbe wird sistiert (z. B. beim Verschluß der Schalen); doch auch bei verschlossenen Schalen soll die Zirkulation weiter gehen, indem das Wasser aus der suprabranchialen Kammer durch die Spalte an den oberen freien Rändern der aufsteigenden Kiemenlamellen zur infrabranchialen Kammer zurückfließt. Die Kommunikation beider Mantelkammern dient auch zum Abfluß des überschüssigen Wassers beim Schalenverschließen.

Ueber die Bewegung des Atemwassers bei *Pecten* s. DREW. Bei den Septibranchiern (PLATE: *Cuspidaria obesa*) soll auch der Fuß an der Erregung des Wasserstromes teilnehmen. — Ueber die Verhältnisse bei verschiedenen Lamellibranchiaten s. bei KELLOGG 71, 72 (*Mya*, *Yoldia*). S. auch DREW, 35—37.

Ueber das Weiterbestehen der Wasserzirkulation bei den Muscheln mit geschlossenen Schalen berichten schon CLARK (31a), BROWN, PAGENSTECHER (91). Der letztere gibt an, daß die Austern vor der Versendung an Wasserentziehung gewöhnt werden, wohl nach MILNE-EDWARDS, 85, der über die „Erziehung“ folgendes berichtet: die

Tiere werden täglich, zuerst auf ganz kurze Zeit, später stundenlang an der Luft gehalten, wobei sie immer länger ihre Schalen verschlossen halten und gewöhnt werden, „à conserver leur eau“ (nach dem Wortgebrauch der Fischer); auch von einem anderen Mittel der Kleinhändler erzählt er („les marchands en détail ont soin de placer des pavés très lourds sur les cloyères entamées où ces mollusques ne sont plus pressés par les liens passés au-dessus de la paille dont on les recouvre quand on les emballe“): es handelt sich um Verhinderung der Vertrocknung der Kiemen.

Die Respirationsströme sind, wie schon MILNE-EDWARDS angeführt hat, keinesfalls kontinuierlich: das Tier unterbricht sie zuweilen, auch wenn es nicht beunruhigt wird und völlig ruhig ist; weder die Frequenz, noch die Dauer dieser Pausen ist regelmäßig.

Ueber die Möglichkeit der Aenderung der Stromrichtung in gewissen Flimmerbezirken berichtet STENTA nach einigen bisherigen Beobachtern. MAC ALPINE gibt neuerdings dasselbe für die Palpen von *Ostrea* an, denen er auch respiratorische Bedeutung beilegt, usw. STENTA bekämpft diese Ansichten (sowie diejenige über „Gegenströme“). Neue Untersuchungen sind wünschenswert.

Wir haben schon vor Jahren einige Beobachtungen, bisher aber nur mit geringem Erfolge, über gewisse Bedingungen des Atemstromes bei *Anodonta* und *Unio* angestellt, insbesondere um die Regulation desselben zu erforschen. Den aus dem Analsipho nahe der Wasseroberfläche hervorquellenden Strom (der bei dem engen Durchmesser desselben im Vergleich zu dem Einströmungssipho größere Kraft besitzt) ließen wir ein leichtes Rad drehen, an welchem durch zwei nach oben gerichtete Kontakte Schließung einer elektrischen Leitung bewirkt wurde, wodurch die in einem RUMKORFFschen Apparate erzeugten Funken auf dem berußten Papier eines Kymographions die Anzahl der Rotationen, also die Schnelligkeit des Atemstromes, registrierten. Es ließ sich feststellen, daß verschiedene äußere Reize, insbesondere Erschütterungen etc., Aenderungen des Atemstromes hervorriefen; besonders konnten wir aber durch ein sauerstoffarmes Medium oft eine auffällige Beschleunigung desselben im Vergleiche zu den normalen Verhältnissen herbeiführen. Doch eingehende Betrachtung hat bei uns Zweifel erweckt, ob man diese Reaktionen auf eine Regulation (direkte oder nervöse!) der Flimmertätigkeit beziehen darf; denn es hat sich herausgestellt, daß der Ausströmungssipho weitgehend seinen Durchmesser ändert: es ist einleuchtend, daß seine Verengerung bei sonst gleichen Verhältnissen einen dünneren, aber um so kräftigeren Strom zur Folge hat. Bei der großen Empfindlichkeit des Organes und des ganzen Tieres gegen künstliche Eingriffe sind weitere Versuche, die Aenderung des Durchmessers des Analsiphos auszuschalten usw., damals gescheitert; es wird erst bei erneuten abgeänderten Versuchsanordnungen möglich sein, die Frage zu entscheiden.

Von den neueren Untersuchungen, soweit es uns möglich war, solche zu entdecken, könnten wir NAGAIS (88) Angabe als Stütze unserer Ergebnisse anführen: dieser hat den Fuß von *Cyclas cornea* im hängenden Tropfen im Stickstoffstrome untersucht und gesehen, daß nach 3—5 Stunden deutliche Erstickung eintrat, indem die anfangs sehr lebhafte Flimmerbewegung mit der Zeit an

Geschwindigkeit abnahm und schließlich vollständig aufhörte. Der Autor hebt die im Beginne der Erstickung einige Zeit andauernde ziemlich auffallende Beschleunigung der Bewegung hervor. Vielleicht noch bemerkenswerter ist seine Angabe, daß nach erneutem Sauerstoffzutritt schon in einer Minute die eingestellte Flimmerung wieder erscheint, und in 5—7 Minuten eine sowohl in bezug auf Amplitude als auch in bezug auf Frequenz äußerst starke Erregung des Flimmerschlages zu bemerken ist, welche noch nach der Unterbrechung des Sauerstoffstromes einige Zeit andauert. (Dasselbe wird zu Beginn der Narkose, die einige Autoren durch den Sauerstoffmangel erklären, beobachtet.) — Es wäre wünschenswert, ähnliche Untersuchungen am Kiemenepithel anzustellen, wo die Flimmerorgane Respirationsorgane sind (aber es ist möglich, daß auch der Fuß von *Cyclas* für den Gaswechsel des ganzen Körpers wichtig ist).

Die Ausgiebigkeit der Wasserfiltration bei den Austern („huître française, h. portugaise") und bei „moule" hat VIALLANES (128) verglichen, indem er die Mengen der festen Präzipitate (durch Agglutination an der Mantelfläche und durch Exkrementation) feststellte (nach Abrechnung der durch bloße Sedimentation niedergeschlagenen Partikeln in gleich großen Gefäßen in gleicher Zeit): er hat da gefunden, daß sich die Quantitäten der Wasserströme bei den drei erwähnten Tieren zueinander wie 1 : 5,5 : 3 verhalten. In betreff der Austernzucht ist es also einleuchtend, daß die ersteren sich bei Gegenwart der beiden letzteren Tierarten in ungünstigen Verhältnissen befinden (Präzipitation ist sichtlich von Bedeutung für die Bildung des Festlandes, s. daselbst).

Bei OLT (90) finden wir den Hinweis auf das ungewöhnlich starke, „geradezu erstaunliche" Einströmen bei der kleinen *Dreyssena polymorpha*. Vergleichende Untersuchungen sind wünschenswert.

Ueber die Bedeutung der zeitweise auftretenden heftigen Schalenbewegungen für den respiratorischen Wasserwechsel hat schon SPALLANZANI (118) bei *Mytilus anatinus* und *Mytilus cygneus* L. Angaben gemacht; die Schalen öffnen sich und pressen dann eine Menge Wasser bei plötzlicher Schließung hervor, was sich in einigen Minuten wiederholt; der Autor weist auf die Aehnlichkeit mit den Kiemendeckelbewegungen bei den Fischen hin. Vor der Entdeckung des durch Flimmertätigkeit bewirkten Atemstromes haben wohl überhaupt diese Bewegungen als respiratorische gegolten (s. auch TREVIRANUS). Wir haben schon oben CLARKS Ansicht hervorgehoben, welcher diesen Schalenbewegungen die hauptsächlichste Bedeutung für den Respirationsmechanismus beilegt, und machen auf seine diesbezüglichen Beobachtungen über die Regelmäßigkeit, Frequenz etc. derselben aufmerksam. MILNE-EDWARDS (85) berichtet, daß bei heftigen Schalenschließungen bei *Pholas* das Wasser sogar aus dem Inspirationssipho ausgepreßt wird, doch bemerkt er dazu, daß diese Regurgitation niemals beim ruhigen normal atmenden Tiere anzutreffen ist. Von den neueren Beobachtungen führen wir DREWS (36) an, der über solche stoßweise Bewegungen bei Lamellibranchiaten schreibt; er hält sie (z. B. bei *Solenomyia*) vorwiegend für Reinigungsvorrichtungen, dann (z. B. bei *Pecten*) können sie auch lokomotorisch von Bedeutung sein, aber es ist möglich, daß es sich auch um energischen Atemwasserwechsel handelt. MARCEAU (83) findet Periodizi-

tät und Rhythmik im Schließen und Oeffnen der Schalenklappen (die Schalen sollen eigentlich fast unablässig in Bewegung im einen oder anderen Sinne begriffen sein, die Schließmuskeln sind zu keiner Zeit völlig in Ruhe). WALLENGREN (131) läßt die Schalenbewegungen nicht nur durch Reize, sondern auch „spontan" entstehen; das Wasser wird dabei durch alle oder nur durch bestimmte Oeffnungen ausgestoßen.

Um die Frage zu beleuchten, haben wir *Anodonta* in rein filtriertem sauerstoffhaltigem, in ausgekochtem (sauerstoffarmem) und mit Detritus (vom Boden des Aquariums) vermengtem Wasser beobachtet. Es hat sich gar keine Beziehung der Schalenbewegungen zum Sauerstoffgehalte des Mediums ergeben (es ließ sich erwarten, daß, wenn diese Stöße für den respiratorischen Wasserwechsel von Belang wären, im ausgekochtem Wasser ihre Frequenz gesteigert würde); im ganzen scheint es, daß die mit der Ueberführung in ein anderes Medium verbundenen Manipulationen die Häufigkeit der Bewegungen steigern, die dann in der Ruhe selten werden (gleich nach dem Transporte z. B. bis 10 Stöße in 5 Minuten, nach 1 Stunde 2 oder 0); im ausgekochten Wasser ist aber die Frequenz kleiner, es kommen mehr als einstündige Ruheintervalle vor; wird aber demselben Wasser feinverteilter Bodensatz beigemengt, so werden die Stöße etwas frequenter.

Die behufs Reinigung der Kloake stattfindende Bewegung schildert OLT (90) folgendermaßen: die Kloake wird verschlossen, damit alles Wasser in den Respirationsräumen sich anstaut und nur noch ein Zufluß des Respirationswassers stattfindet; durch das hieraus resultierende Plus an Wasser innerhalb der Kiemen werden diese beträchtlich ausgeweitet; dann kommt ein energischer Ruck mit den Schalen zustande, vielleicht auch Kontraktion der Kiemen selbst, und durch die jetzt geöffnete Kloake werden die Fremdkörper und Schleimmassen ausgestoßen. — S. auch DUBOIS' (38) Untersuchungen an *Pholas dactylus* (berührt oben p. 556).

Die Lokomotion kann im Dienste der Respiration, indem sie ausgiebigen Wasserwechsel bedingt, nur bei einigen beweglicheren Lamellibranchiern in Betracht kommen: während *Pecten varius* fast während seines ganzen Lebens an eine Unterlage festgeheftet verweilt, wird nach ANTHONY (5) *Pecten opercularis* häufig frei angetroffen; in der Ruhe sind die Mantelränder einander stark genähert, lassen aber durch den schmalen Spalt von allen Seiten das Atemwasser eintreten; in der Nähe des Afters befindet sich eine ovale weite Ausbuchtung zur Ausstoßung des Wassers, gleichsam eine Vorstufe des Exspirationssipho; beim Schwimmen wird das Wasser durch den Mantelspalt zu beiden Seiten des Schlosses ausgestoßen und das Tier bewegt sich in der Richtung des freien Schalenrandes (die Wasserströmung wurde mittels Methylenblau und Karmin sichergestellt). Am beweglichsten ist *Pecten maximus*: nach VLÈS (129) schwimmt er mit der Schalenöffnung nach vorne, indem sich die beiden Schalenhälften abwechselnd schnell öffnen und schließen; da die ManteldupIikaturen als Klappenvorrichtungen die Spalte bis auf die Umgebung der Ohrfortsätze neben den Wirbeln schließen, kann das Wasser bei der heftigen Schalenschließung nur an dieser Stelle mit Gewalt entweichen. — Ueber die Physiologie und Oekologie dieser Schwimmbewegungen s. DAKIN (32).

Auch *Ensis directus* schwimmt, indem er aus dem vorderen Ende der Schale Wasser herauspreßt (s. DREW, 37).

Nach einigen Angaben besteht die Möglichkeit, daß auch aktive Kiemenbewegungen den Wasserwechsel im Dienste der

Atemtätigkeit fördern. So sind nach Kellogg (71) die Kiemen von *Yoldia* sehr kontraktil und bewegen sich oft wellenartig; dadurch sollen sie nicht nur den Gaswechsel, sondern auch die Nahrungszufuhr fördern. Janssens (64) unterscheidet laterale Längsmuskeln, welche die Kiemen verkürzen, Muskeln, welche die Schenkel der Chitinteile in der interbranchialen Rinne zusammenziehen, andere, welche die Rinne erweitern, dann drei Arten von Transversal- und Längsmuskeln der Kiemenfilamente; er schreibt ihnen einen großen Einfluß auf das Lumen der Blutwege zu — vielleicht tragen sie zur rhythmischen Zirkulation in den Kiemen bei. Stempell (120) beschreibt einen Kiemenretractor, sowie eigene Muskelzüge der Kiemenblättchen. — S. übrigens auch schon die alten Angaben, die wir oben berührt haben, von Williams (p. 562); auch Bonnet (19) stimmt dem letzteren zu, was die Kontraktionsfähigkeit des Kiemengewebes betrifft, da er in dem Septalgewebe Muskelbündel findet. S. auch weiter unten Bourne (20).

Dubois (38) hat seine Meinung dahin ausgesprochen, daß bei Ruhe der Schalen bei *Pholas dactylus* das Muskelspiel der Siphonwände die Wasserzirkulation bewirkt. Allerdings könnte es sich vielleicht nur um Regulation des Stromes handeln.

Ueber angebliche Wasserreservoireinrichtungen bei Anomiaceen (*Aenigma aenigmatica*) s. Bourne (10). Die Mantelhöhle setzt sich zwischen den Eingeweiden in Blindsäcke fort, die durch besondere Flimmerwülste nach außen abgeschlossen werden können und so dem Tiere einen Vorrat an Atemwasser garantieren; zu dem gleichen Zwecke sind die Mantellappen zum Teil stark gefaltet und enthalten im Innern ein schwammartiges lakunäres Gewebe. Die linke Kieme (es besteht eine Asymmetrie) kann durch einen eigenen von der linken Schale ausgehenden Muskel zurückgezogen werden.

Die Wasseraufnahme ins Körperinnere könnte, sofern sie in großem Umfange und schnell vollführt wird, ebenfalls respiratorische Bedeutung besitzen. Doch an erster Stelle handelt es sich wohl um eine der Lokomotion dienende Einrichtung. Außerdem aber hat es sich erwiesen, daß in den meisten Fällen die Fußschwellung insbesondere bei den Lamellibranchiaten nicht durch Aufnahme vom äußeren Medium in das Blut- oder in ein spezielles Wassergefäßsystem durch eigene Oeffnungen (Wasserporen) am Fußrande (oder nach anderen Autoren durch Intercellulargänge zwischen den Epithelzellen) oder durch die Nephridien usw. erfolgt, sondern durch Blutkongestion zustande kommt, indem der Rückfluß durch besondere Muskelvorrichtungen verhindert wird (s. Lang, 78).

Es muß aber doch anerkannt werden, daß wenigstens in einigen Fällen die Fußschwellung durch rasche Wasseraufnahme hervorgebracht wird: nach Schiemenz (112) giebt *Natica* (Monotocardier) nach Reizung eine bis dreimal größere Wassermenge ab, als dem Umfang des ganzen Körpers entspricht, und saugt, in dieses Wasser gelegt, einen beträchtlichen Teil davon wieder in sich zurück, ja sogar die mit indigschwefelsaurem Natron gefärbte Flüssigkeit; die vollständige Schwellung kann in 2 bis 9 Minuten zustande kommen. Es handelt sich um eine etwa 7—8 μ große Oeffnung am oberen Umfange des Propodiums oder vielleicht um sehr kleine Spalten am Fußrande, von denen aus die ausgedehnten vom Blutgefäßsystem völlig abgeschlossenen Wasserräume des Fußes gefüllt werden; durch Muskelvorrichtungen können die Spalten verschlossen werden. Bei heftiger Auspressung des Wasserinhaltes konnte Schiemenz bis drei feine ausgespritzte Strahlen (von vorher gefärbter Flüssigkeit) am Fußrande

beobachten. Die Wasseraufnahme soll auf die Weise stattfinden, daß durch Blutstauung der Fuß aufgerichtet und so das Wasser durch die Spalten (wie in ein „Vakuum") eingesogen wird. Bei vielen anderen Mollusken hat der Autor aber keine solche Wasseraufnahme auffinden können.

An eine respiratorische Bedeutung könnte man bei der bei *Natica* erfolgenden umfangreichen und raschen Wasseraufnahme denken, wie dies schon früher v. JHERING und GRIESBACH (58) getan haben, doch ist SCHIEMENZ (110—112) der Meinung, daß die ganze Vorrichtung nur lokomotorische Zwecke verfolgt; für die Respiration soll sie nicht von großem Belang sein, da das Wasser nicht genügend gewechselt wird.

7. Cephalopoden.

Die zweizeilig gefiederten Kiemen liegen zwei (Dibranchia) oder vier (Tetrabranchia, oberes und unteres Paar) in der hinterständigen Mantelhöhle. In der Achse der Kieme (zwischen dem abführenden und dem zuführenden Kiemengefäße) sowie zwischen den beiden Reihen der Kiemenblättchen verläuft der Wasserkanal, welcher zwischen je zwei aufeinander folgenden Blättchen durch eine Oeffnung mit der Mantelhöhle kommuniziert und vom Atemwasser durchströmt wird (LANG, 78).

Das Atemwasser (Fig. 87) dringt in die Mantelhöhle durch die über dem Kopffuß am freien Rande der Mantelfalte mit der Außenwelt kommunizierende Mantelspalte ein, um durch die in der Mantelhöhle liegende Oeffnung des Trichters (mit den Fäkalien, Exkreten, Geschlechtsprodukten und dem Sekret des Tintenbeutels) in denselben und nach außen zu gelangen. Bei *Nautilus* ([Fig. 88] Tetrabranchier) ist der Trichter sichtlich ein Gebilde des Fußes, noch aus ge-

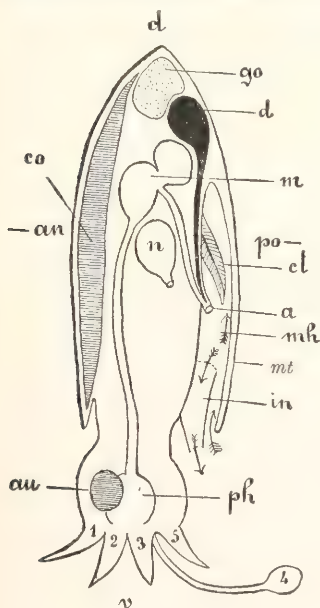


Fig. 87.

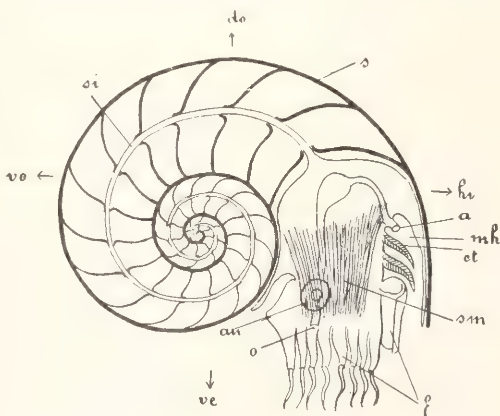


Fig. 88.

Fig. 87. *Sepia* (schematisch aus LANG, 78). Medianschnitt von der linken Seite. *v* ventral (physiologisch vorn), *d* dorsal (physiologisch hinten), *an* vorn (physiologisch oben), *po* hinten (physiologisch unten), *co* innere Schale, *d* Farbstoffdrüse (Tintenbeutel), *m* Magen, *n* Niere, *ct* Ctenidium, *a* After, *mh* Mantelhöhle, *mt* Mantel, *in* Trichter, *ph* Pharynx. Die Pfeile bezeichnen den Weg des Atemwassers.

Fig. 88. *Nautilus* (schematisch aus LANG, 78). *do* dorsal, *vo* vorn, *hi* hinten, *ve* ventral, *f* Fuß = Tentakel + Trichter, *sm* Schalenmuskel, *ct* Ctenidien, *mh* Mantelhöhle, *a* After, *si* Sipho, *o* Mund.

trennten Epipodiallappen gebildet, von denen der eine sich mit seinem freien Rande über den freien Rand des anderen so hinwegschiebt, daß beide eine unten und oben offene Röhre bilden; bei den Dibranchiern sind die beiden Seitenlappen des Trichters an ihren freien Rändern zu einem Rohre verwachsen.

Die Respirationsbewegungen sind meist innig mit der gewöhnlichen Schwimmlokomotion verknüpft, über welche in den betreffenden Abschnitten des Handbuches berichtet wird (s. Du Bois-Reymond dies. Handb. Bd. 3, 1, p. 187, und Baglioni, 7). Im ganzen verläuft die Bewegung auf die Weise, daß das Wasser durch die Mantelspalte aufgenommen und, nachdem die letztere durch den Mantelschließapparat verschlossen wurde, im kräftigen Strahl durch den Trichter nach außen ausgepreßt wird. Bei Milne-Edwards (85) findet man eine eingehende Schilderung der Beschaffenheit der Inspirationsöffnung bei den verschiedenen Cephalopoden, durch welche der Schluß derselben ermöglicht wird, nach eigenen sowie fremden Untersuchungen; bei *Nautilus* fällt die Kontraktion der äußeren Lippe der Mantelspalte mit der Dilatation des Trichters zusammen: „chez les seiches (*Sepia*), les calmars et les Argonautes existe de chaque côté de la face interne du manteau une espèce de bouton de consistance cartilagineuse qui est reçu dans une fossette correspondante en forme de boutonnière pratiquée sur la face externe de la base de l'entonnoir“, wodurch die sich kontrahierenden Mantelmuskeln eine Stütze erhalten; „chez les poulpes (*Octopus*) et les élédons la base de l'entonnoir présente de chaque côté un grand repli transversal, disposé de façon à circonscrire en dehors une cavité terminée en cul-de-sac antérieurement et largement ouvert en arrière, où elle est en continuité avec la chambre respiratoire“, so daß an der Basis des Trichters drei Räume entstehen: zwei laterale, die bei der Zartheit ihrer Wände bei der Kontraktion der Mantelhöhle durch das Wasser ausgedehnt, gleichsam als Klappen sich an die benachbarte Mantelwand anlegen und die Inspirationsöffnung verschließen, während sie bei der Inspiration zusammenfallen und den Eintritt von Wasser bis zu den Kiemen freimachen — und der mediane, von dem der Exspirationskanal seinen Anfang nimmt.

Williams hat in seiner ersten Arbeit (139b) versucht, den Verlauf des Atemstromes eingehender zu verfolgen, doch seine Schilderung ist etwas unklar, um so mehr, als er nachher (139d) die schematische Abbildung, welche die Verhältnisse illustrieren sollte, widerrufen hat; im ganzen wird der Atemstrom in den Kiemenorganen in so viele Strömchen geteilt, als Räume zwischen den einzelnen „second lobuli“ bestehen; je energischer das Atemwasser durch die Kiemenorgane gepreßt wird, um so vollständiger werden die zarten Kiemenblättchen gespreizt, wobei die letzteren keineswegs mechanisch bedroht werden, da der Wassereintritt weit langsamer erfolgt, als die Wasserausfuhr (die letztere — als einheitlicher Strom — geht durch fibröse feste Teile hindurch). Der Autor betont wiederholt die Bedeutung der vielen Muskeln in den Kiemen: besonders bei *Octopus* soll eine diastolische Kiemenbewegung synchron mit dem Mantel, dann eine systolische auftreten (er schildert, wie die exspiratorische Verkürzung der Kiemen die Regurgitation des Wassers verhindert usw.).

P. Bert (12, 13) beschreibt die anatomischen Vorrichtungen, ins-

besondere die knopfartige Verknüpfung (Fig. 89) des Trichters und des Mantels (durch Einführung von Luft in das „Knopfloch" wird sogleich eine Trennung bewerkstelligt); er läßt die inspiratorische Füllung der Mantelhöhle durch elastische Dilatation ihrer Wände zustande kommen, wobei eine klappenartige Vorrichtung die Einströmung durch den Trichter verhindert, so daß das Wasser nur durch die „cervikalen" oben angeführten Oeffnungen eindringt. Außerdem spricht er davon, daß „un muscle long et mince prend un point d'appui au fond de la cavité palléale et va s'insérer sur la base de la branchie qu'il agite et étale au sein de l'eau dont cette cavité est remplie". Ueber den Musc. depressor infundibuli (Fig. 90) (s. z. B. Lang, 78; Joubin, 68a) finden wir bei Pagenstecher (91) die Bemerkung, daß synchron mit den Mantelkontraktionen auch die Kieme angezogen und verkürzt und das Wasser zwischen den Kiemenblättern ausgetrieben wird (zugleich wird über die Förderung der Blutzirkulation berichtet: s. darüber dieses Handbuch den Abschnitt über Blutbewegung). Ueber die Kiemenbewegungen sind neue Forschungen erforderlich. — François-Franck (44a) hat chronophotographisch den respiratorischen Strom von *Octopus* (vermittels chinesischer Tusche) aufgenommen.

Die Inspiration läßt Pagenstecher einerseits durch die elastische Wirkung des Bindegewebes der Wandungen der Atemkammer, andererseits aber auch durch die Aktion der longitudinalen (?) Muskeln entstehen. Demgegenüber führen wir Fröhlichs (50) Angaben an; an Tieren, die außerhalb des Wassers auf einer Unterlage aufliegen, kann man häufig beobachten, wie sich der Mantel plötzlich wölbt und aufbläht. Diese „aktive Diastole" wird durch eine eigene Muskulatur ermöglicht: außer der Ring- und Längsmuskulatur, die durch ihre Verkürzung eine Verringerung des Mantelraumes herbeiführen, besteht da noch eine Transversalmuskulatur (Burian, 24), welche die Dicke des Mantels durchsetzt; die Verkürzung derselben führt zu einer Versteifung und Verdünnung der Mantelwand und damit zu einer Vergrößerung des Mantelinnenraumes. Durch starke Mantelnervenreizung lassen sich aktive Diastolen auslösen, indem die Mantelwände, die nach Abtragung des Tierkörpers aneinander liegen, sich wölben und dadurch Flüssigkeit in das Mantelinnere hineinsaugen. (S. weiter bei Uexküll, 125.) Neuerdings hat Bauer (8) den Verlauf der Inspiration und Exspiration eingehend geschildert und eine Reihe von Arbeiten über die Atmung der Cephalopoden referiert.

Polimanti (102) hat *Sepia* mit dem Sepium vermittelst Schrauben befestigt und im Wasser aufgehängt; in einigen Versuchen ist es ihm gelungen gleichzeitig die Bewegungen des Mantels, der Klappen und des Trichters zu registrieren (sonst erhielt er „die besten Atmungskurven stets von der Klappe"). Bei einer Temperatur von 10—12° C atmen verschieden große Exemplare 20—30mal in 1 Minute. Die Exspirationsphase ist viel kürzer und jäher als die Inspiration, welche wiederum aus einem kurzen unmittelbar auf die Exspiration folgenden und aus einem zweiten längeren Abschnitt besteht; dies läßt sich als eine (nach Baglioni, s. bei Fischen) für alle Wassertiere geltende Erscheinung auffassen. — Das sogenannte Verrillsche Organ, welches mit seinen vier Epithelflächen als Basis der am Ende des Trichters angebrachten Klappe dient, soll wie „ein wahrer und eigentlicher Apparat

Fig. 89.

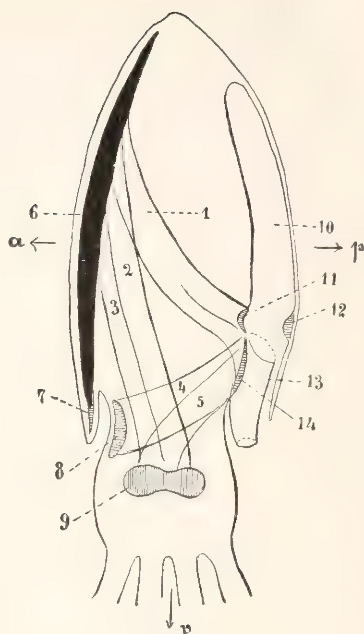


Fig. 90.

Fig. 89. *Sepia savignyana,* von hinten nach SAVIGNY aus LANG (78). Der Mantel zum größten Teil aufgeschnitten und auf die rechte Seite (in der Figur links) zurückgeklappt. *c* Mund mit Kiefern, *d* untere Trichteröffnung, *f* Mantelschließknorpel am Mantel *g, h* rechtes Ctenidium, *i* Trichter, *k* Mantelschließknorpel am Eingeweidesack (für die Mantelknorpel *f* adaptiert), *l* obere Trichteröffnung, *m* After, *n* M. depressor infundibuli, *p* rechte Nephridialöffnung, *q* hinteres Integument des Eingeweidesackes, *r* Flosse.

Fig. 90. Schema der wichtigsten Muskulatur der Dibranchiaten (aus LANG, 78). Von links; *v* ventral, *a* vorn, *p* hinten, *1* depressor infundibuli, *6* Schale, *8* Nackenknorpel, *9* Kopfknorpel, *10* Mantelhöhle, *11* Schließknorpel an der hinteren Wand des Eingeweidesackes, *12* gegenüberliegender Schließknorpel an der Innenwand des Mantels, *13* Trichter (Infundibulum), *14* Diaphragmaknorpel.

zur Regulierung des Exspirationswassers" tätig sein, worüber aber nichts Näheres angeführt wird (durch Einführung einer Kanüle wird diese Vorrichtung ausgeschaltet, woraus dann ein abnormer Atemtypus resultiert). Es hat schon JOUBIN (68) hervorgehoben, daß dieses Organ zur Prüfung des Wassers und vielleicht zur Regelung der Atembewegungen dient.

Die Frequenz der Atembewegungen hat schon P. Bert (13) bei verschiedenen Cephalopoden untersucht (p. 395).

Ueber die Innervation der Atembewegungen bei *Octopus vulgaris* hat Fredericq (45) ausgedehnte Untersuchungen angestellt. Nach der Köpfung wird der Atemrhythmus eingestellt, aber nicht nach der Entfernung der supraösophagealen Ganglienmasse. Der Mantelnerv vermittelt die zentrifugale Innervation der Mantelwände, zugleich ist er aber auch der zentripetale Nerv der äußeren sowie inneren Oberfläche des Mantels: nach seiner Unterbrechung verschwinden die Atembewegungen der entsprechenden Mantelhälfte, das Tier kann aber durch kompensatorische Tätigkeit der anderen am Leben bleiben, während die beiderseitige Durchtrennung tödtlich ist (doch sollen der Trichter und die Klappenvorrichtungen einige Zeit sich rhythmisch weiter bewegen: ihre Nerven stammen aus dem hinteren Abschnitte der subösophagealen Ganglienmasse). Durch Reizung des peripheren Stumpfes (oder des Mantelganglions) werden starke Kontraktionen bis sogar gleichseitige Inspiration hervorgebracht; durch Reizung des zentralen Stumpfes sollen Schmerzäußerungen ausgelöst werden, Fluchtbewegungen, Farbenänderung usw., aber besonders interessant ist die Angabe über das Auftreten einer starken Exspirationsbewegung der anderen Seite. Die Mantelganglien sind nicht als Atemzentren anzusehen, sondern die subösophageale Ganglienmasse.

In einem Falle wies ein unter Wasser geöffnetes Tier isochrone Herz- und Atembewegungen auf; nach der Durchtrennung der Visceralnerven war der Atemrhythmus dauernd verschwunden, aber von den zentralen Stümpfen aus ließen sich (zugleich mit Schmerzäußerungen) auch wieder Atembewegungen auslösen, und zwar war schwache Reizung negativ, bei allmählicher Verstärkung aber erschien immer sogleich eine ganze Reihe von Atemzügen. Die Visceralnerven übermitteln die zentripetalen Impulse aus einem großen Bezirke der Atemhöhle, den Eingeweiden, dem Herzen usw. und besonders aus den Kiemen. Nach der Entfernung der Kiemen (nach vorangehender Gefäßunterbindung) hörten einmal die Atembewegungen überhaupt auf, ein andermal verminderten sie sich von 32 auf 19 in 1 Minute, um nach der Durchtrennung der Visceralnerven überhaupt eingestellt zu werden. Fredericq vergleicht die respiratorische Tätigkeit der Visceralnerven mit derjenigen des Vagus.

Wird aber nach der Einstellung der Atmung (durch Durchtrennung der Visceralnerven) irgendwelcher peripherischer Nerv gereizt (Haut, Lider), so kommen wieder einige Atembewegungen zum Vorschein. Sind die Visceralnerven erhalten, aber alle Arme von ihren Basen getrennt sowie die supraösophageale Masse entfernt, so atmet das Tier weiter.

Fredericq hat endlich die Möglichkeit einer durch das innere Medium vermittelten Regulation des Atemrhythmus untersucht. Nach der Einstellung der Blutzirkulation im Kopfe trat eine Verlangsamung desselben ein, ähnlich nach der Zusammenpressung oder Ligatur der Kopfarterie (nach der Fixierung des Tieres und Freilegung der Arterie 34—35 Atemakte in 1 Minute, nach der Zusammenpressung derselben

mit dem Finger 26—27, nach Freigabe der Arterie 33, Zusammenpressung 30, 27, 24; nach der Ligatur 31—25, 18, 20, 18, 10,5, 8—9 in 1 Minute während 25 Minuten). Ausgekochtes Meerwasser bedingt eine deutliche Verlangsamung des Atemrhythmus. Wird das Tier einige Minuten außerhalb des Wassers gehalten (um Asphyxie zu erwecken), und dann ins normale Wasser gelegt, so erscheint ebenfalls nur eine Verlangsamung der Atemtätigkeit. Außerhalb des Wassers kommen nach einige Sekunden dauernder Bewegungslosigkeit kleine langsame Atembewegungen zum Vorschein, aber immer seltener; das Tier wird sehr unruhig. — Bei der Reizung (während der Verfolgung) wird einige Zeit Beschleunigung des Atemrhythmus wahrgenommen.

Aus alledem ist zu ersehen, daß die Atemregulation bei *Octopus* wahrscheinlich nur reflektorisch zustande kommt. — Ueber den regulatorischen Einfluß der Nn. viscerales auf die Atembewegungen haben schon früher auch P. Bert (3) und Ransom (106), später auch Fuchs (51) Erfahrungen gesammelt (der letztere hat die Atembewegungen mit verhältnismäßig guter Methodik registriert). S. am Ende dieses Abschnittes die Ergebnisse von Polimanti (102).

Steiner (119) hat nach Vernichtung des Dorsalganglions von *Octopus* und *Sepia* alle Formen der Lokomotion, also auch die respiratorische Durchströmung der Mantelhöhle erhalten gesehen. Nach der Vernichtung der hinteren subösophagealen Ganglienmasse aber wird Atemlähmung und baldiger Tod beobachtet. Bei *Eledone moschata* (Fig. 91) konnte Uexküll (125, 127), durch Reizung verschiedener Stellen des Visceralganglions (von obenhinten) Exspiration und (von vorn-unten) Inspiration, beiderseitig oder an der entsprechenden Seite auslösen. Daß es sich um zentrale Nervenorgane und nicht um Durchgangsstellen von Atembahnen handelt, ergibt sich aus dem Versuche, daß nach tiefer Durchschneidung der hinteren Kommissuren die Mantelatmung normal weitergeht, ja sogar noch nach der Durchschneidung des Pedalganglions, durch die der Trichter gelähmt wird. Wird nur die eine Hälfte des Visceralganglions erhalten, so atmet die entsprechende Mantelhälfte weiter. Es muß sich also in jeder Hälfte des Visceralganglions ein automatisch arbeitender Mechanismus befinden (Fig. 92), der selbst dann noch in Tätigkeit bleibt, wenn nach Durchschneidung der Visceralnerven der äußere Anstoß ausbleibt; die beiden automatischen Maschinen sind dann eng miteinander verknüpft, so daß z. B. jede Beschleunigung, die man nach medianer Durchschneidung der Oberschlundmasse nur in einer Hälfte des Visceralganglions auslöst, genau im selben Tempo auch die andere Hälfte beschleunigt (über weitere Angaben s. das Original, 4, p. 593). Der Trichter hat nicht die Fähigkeit automatisch zu atmen, wenn sein (Pedal-)Ganglion erhalten bleibt, sondern ist vom Pedal- sowie vom Visceralganglion abhängig. Der Schluß des Trichters geschieht passiv, nur seine Oeffnung und Streckung kann durch Reizung eines oder beider Trichternerven hervorgerufen werden.

Aber auch die Ganglien der Oberschlundmasse (Fig. 91) spielen eine wichtige Rolle bei der Atmung. Es läßt sich in der vorderen oberen Partie des letzten Zentralganglions (Fig. 93) eine Erregungsstelle für die Einatmung sicherstellen: ein richtig geführter Schnitt in dieser Gegend genügt, um den Mantel des Tieres auf die Dauer zu einem

„Ballon“ zu machen; zwar atmet es noch und lebt mehrere Tage, aber die Einatmung überwiegt stets an Energie die Ausatmung; nach elektrischer Reizung dieser Stelle erweitert sich der Mantel in ganz anormaler Weise und bleibt in fast kugeliger Gestalt stehen (dabei sind alle Teile gedehnt, der Mantel verdünnt und gespannt). Dadurch

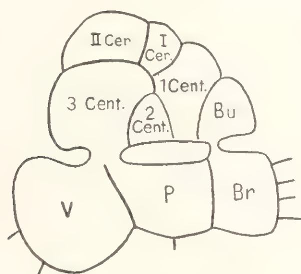


Fig. 91.

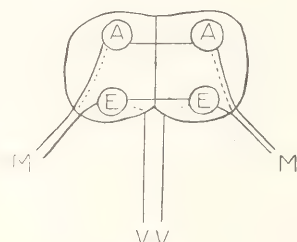


Fig. 92.

Fig. 91. Schema der Ganglienmasse bei *Eledone*, nach DIETL aus UEXKÜLL (127). *Br* Branchialganglion (mit Armnerven), *P* Pedalganglion (mit Trichternerv), *V* Visceralganglion (mit Visceralnerv und Mantelnerv), *Bu* Buccalganglion (nach DIETL: „Supraösophagealganglion“), zwischen dem Buccalganglion und Branchialganglion verläuft die vordere Kommissur. *1, 2, 3 Cent.* die drei Zentralganglien; zwischen dem dritten einerseits und andererseits dem Pedal- und Visceralganglion verläuft die hintere Kommissur. *I, II Cer.* die zwei Cerebralganglien.

Fig. 92. Schema zur Erläuterung der Atemfähigkeit der Visceralganglien von *Eledone* nach UEXKÜLL (127). *A* „Ausatmungs-“, *E* „Einatmungs-“ Zentrum, *VV* Visceral-, *MM* Mantelnerven (s. den Text).

ist bewiesen (s. oben), daß die Einatmung keinesfalls nur passiv, sondern aktiv durch quer durch den Mantel verlaufende Muskelfasern zustande kommt.

Tiefer, im hintersten vorspringenden Teile des dritten Zentralganglions liegt eine Stelle, bei deren elektrischen Reizung der Mantel die exspiratorische „Gurkenform“ mit spitzem Hinterende annimmt. Es scheinen da sämtliche Ringmuskeln kontrahiert zu sein; im Wasser zeigt das Tier in regelmäßigen Intervallen nach mehreren Atembewegungen eine übertrieben kräftige Ausatmung, so daß das ganze Tier erschüttert und fast von seiner Unterlage abgerissen wird.

Zwischen diesen beiden Stellen lassen sich Punkte sicherstellen, von denen aus man eine auch im Leben vorkommende Herzform des Mantels erzielen kann (dabei spielt die Längsmuskulatur die Hauptrolle).

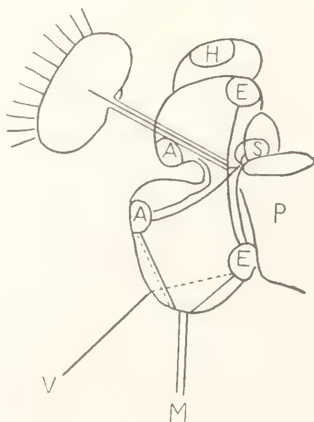


Fig. 93. Schema zur Erläuterung des zentralen Atemmechanismus von *Eledone* nach UEXKÜLL (127). *AA* die „Ausatmungs-“, *EE* die „Einatmungs-“Zentren in Visceralganglien (unten) und im letzten Zentralganglion (oben), *P* Pedalganglion, *V* Visceralnerv, *M* Mantelnerv.

Vom Boden des zweiten und dritten Zentralganglions sowie von den Stielen der hinteren Kommissuren erhält man durch einen Schnitt andauernde Beschleunigung und Vertiefung der Atembewegungen — wie bei der Lokomotion. Durch elektrische Reizung kann man in der Zeit, welche sonst eine normale Atembewegung braucht, bis zu 10 Schwimmbewegungen auslösen (der Druck in der Mantelhöhle steigt bei der ruhigen Atmung höchstens auf 10 mm Quecksilber, aber bei diesen starken schnellen Akten bis über 90!).

Ueber gewisse (optische) afferente Bahnen, welche die Atembewegungen beeinflussen s. bei Klemensiewicz (73). — A. Fröhlich (47) hat nach der Entfernung der Statocysten (resp. Statolithen) am häufigsten Abnahme der Frequenz der Atembewegungen und verlängerte Pausen zwischen Exspiration und Inspiration gesehen (d. h. es folgt die Exspiration verhältnismäßig rascher auf die Inspiration); s. im einzelnen seine Kurvenabbildungen. Allerdings müssen wir im Auge behalten, daß die Bedingungen der Fixierung und Registrierung in diesen Versuchen sehr abnorm waren, so daß wohl schon dadurch die großen Unterschiede der Ergebnisse zustande kamen (das Tier befand sich in der Luft, Glaskanüle im Trichter etc.).

Bemerkenswerte Versuche zur Aufklärung des inneren nervösen Mechanismus der Atemregulation sind von Uexküll bei *Eledone moschata* unternommen worden. Er hat nämlich gesehen, daß nach der Eröffnung der Atemhöhle die Atembewegungen nach einiger Zeit aufhören, aber durch leise mechanische Druckreizung der Kieme sogleich Inspiration hervorgerufen wird (und zwar wenigstens gleichseitig); durch leise Zugreizung des Mantelrandes oder der lateralen Trichtergebiete dagegen wird (wenigstens gleichseitig) eine starke Exspiration ausgelöst. Die ungewöhnliche Regelmäßigkeit dieser Reflexwirkungen hat den Autor veranlaßt, sich folgende Vorstellung über das Zustandekommen des Atemspieles zu bilden: durch die zu Beginn der Exspiration herrschende Drucksteigerung in der Atemhöhle wird vermittelst der Kiemenreizung die nachherige Inspiration, durch die Dehnung der Mantelspalte und der lateralen Gebiete des Trichters bei der Inspiration die nachherige Exspiration bedingt, also eine Selbststeuerung der Atembewegungen (s. bei den Wirbeltieren). — Es gelingt auch durch Eintreiben von Seewasser und somit Erhöhung des Druckes in den Kiemengefäßen, eine Einatmungsbewegung reflektorisch hervorzurufen, in gleicher Weise, wie bei äußerer Reizung der Kieme; vielleicht geht dieser „Pulsreflex" normalerweise mit dem Reiz durch Steigerung des Wasserdruckes Hand in Hand. Auf diese Weise erklärt Uexküll die Uebereinstimmung des Pulses und der Atembewegungen beim normalen Tiere (s. oben); nach Eröffnung des Tieres wird erst durch Summation mehrerer Pulsreize eine Inspiration ausgelöst.

Außerdem hat Uexküll einem Reinigungsreflex seine Aufmerksamkeit gewidmet: im verunreinigten Wasser werden hier und da Reihen von Einatmungen vollführt, die stärker sind als Ausatmungen, so daß die Kiemen aus der gedehnten Atemhöhle hervortreten und frei im Wasser flottieren.

Gelegentlich seiner Untersuchungen über die Erregungsleitung in der Mantelmuskulatur von *Eledone moschata* hebt Hofmann (62a) hervor, daß nach dem Herausnehmen aus dem Wasser die Tiere öfter den Mantel längere Zeit ganz weit offen halten, um ihn dann mit

einem Ruck plötzlich zusammenfallen zu lassen, was sich als Fluchtbewegung erklären läßt (s. oben über die Verknüpfung der Lokomotion und der Atembewegungen); doch soll die Oeffnung des Mantels (besonders bei *Sepia*) an der Luft viel krampfhafter erfolgen und länger anhalten als im Wasser, vielleicht deshalb, weil durch das eindringende Seewasser sensible Nerven gereizt werden, durch deren Erregung die Füllung des Mantelsackes angezeigt wird: fällt diese Erregung fort, so dehnt sich anscheinend die Einsaugstellung der Mantelmuskulatur so lange aus, wie die Inspirationsbewegung beim Säugetier etwa bei doppelseitigem Pneumothorax — es läge hier ein Analogon vor zur Selbststeuerung der Atmung von Hering.

Kürzlich ist eine sehr ausführliche, aber schwer übersichtliche Arbeit von Polimanti (102) erschienen, über deren atmungsmechanische Ergebnisse wir schon oben berichtet haben. Insbesondere hat der Autor die reflektorischen („nervösen") Einflüsse auf die Atembewegungen durchforscht, dann auch die „chemischen" Reize studiert. Was die Mitarbeit des Mantels, des Trichters und der Klappen betrifft (welche selbständig registriert wurden), so ist es wichtig, hervorzuheben, daß er große Verschiedenheiten gefunden hat, indem z. B. die Klappen an manchen heftigen Exspirationen, welche der Mantel und gleich nachher der Trichter ausführten, nur geringen Anteil nahmen usw. Es soll überhaupt bei der normalen Atmung die Kontraktion des Mantels schwach sein, während die Klappen hauptsächlich den Wasseraustausch in der Mantelhöhle besorgen, an zweiter Stelle kommt dem Trichter (mit seiner Klappe und dem Verrillschen Organe) die Regulationstätigkeit zu; die Mantelbewegungen sollen erst bei den heftigen (Abwehr-)Exspirationen zur Geltung kommen. Verschiedene schwache Reizungen der äußeren Körperoberfläche hatten fast durchweg Hemmung, starke Verstärkung der Atembewegungen zur Folge; nach dem Stillstande erscheinen immer „kompensierende (s. weiter!) dynamogene" Wirkungen (es kann aber z. B. die Klappe einen hemmenden, der Mantel einen dynamogenen Einfluß ausüben); zuweilen sind sie gruppenweise angeordnet; am mindesten empfindlich ist die Flossenoberfläche. Der Lichtreiz wirkt hemmend während seiner ganzen Dauer, nachher kehrt in wenigen Sekunden die Norm zurück; ein Schlagen auf das Gefäß übt dynamogene Wirkung aus. Von dem Mantelinnern aus wird zuweilen ein Stillstand der Atmung während der ganzen Dauer der Reizung bewirkt, oder wenigstens Verkleinerung der Exkursionen und Verringerung der Zahl (nebst Unregelmäßigkeiten), worauf ein annähernd normaler oder unregelmäßig abgeschwächter Atemtypus folgt, zuweilen auch Verstärkung und Vermehrung der Atmung; auch periodische Erscheinungen kommen vor. Andere Male aber erfolgt eine starke Exspirationsbewegung, isoliert oder von weiteren Bewegungen begleitet, die entweder bloße „Erschütterungen" oder annähernd normale Atembewegungen sind; vor der Rückkehr zur Norm kommen dynamogene oder Hemmungserscheinungen zustande. Siehe auch Polimantis Versuche über den Einfluß der Temperatur (im ganzen folgt die Atemtätigkeit der RGT-Regel); bei hohen Temperaturen kommt periodischer Typus vor.

Bei Sauerstoffmangel (in ausgekochtem Seewasser) werden die Atembewegungen fast sogleich eingestellt, das Tier stirbt in ungefähr 10 Minuten; selbst wenn nach 5 Minuten schon frisches Meerwasser eingelassen wird, kehrt keine normale Atmung mehr zurück. Der Mehr-

zahl von Protokollen über die Einwirkung der Kohlensäurezuleitung läßt sich entnehmen, daß die Zahl der Atembewegungen gleich abnimmt, ihre Amplitüde gewöhnlich aber zuerst anwächst (dies heben wir mit Nachdruck hervor), um sekundär immerfort abzunehmen; nebstdem erscheinen heftige Exspirationen als Ausdruck der Abwehr des lästigen Reizes; oft treten Perioden von 15—20 Respirationen auf. Reizende Stoffe (Nelkenöl etc.) sollen periodische Atmung bedingen. — Daraus scheint hervorzugehen, daß eine eigentliche, durch Sauerstoffmangel oder Kohlensäureüberschuß im Blute hervorgebrachte Dyspnoë bei *Sepia* nicht besteht; allerdings wären noch solche Versuche wünschenswert, welche einen mäßigen, nicht vollständigen Sauerstoffmangel (durch den letzteren wird augenscheinlich rasch eine irreparable Schädigung herbeigeführt), sowie eine mäßigere Kohlensäureanhäufung im Blute zustande bringen würden (die Methode einer steten Kohlensäuredurchleitung ist ungeeignet). Doch bezüglich der zentralen (Blut-)Reizung des Atemzentrums haben wir schon oben die entscheidenden Ergebnisse von FREDERICQ erwähnt. Wenn POLIMANTI die bei Verwendung von Milch aufgetretene Atemfrequenzsteigerung als Dyspnoë auffaßt, befindet er sich sichtlich in Widerspruch mit dem letzteren (ja sogar vielleicht mit den eigenen Versuchsresultaten in abgekochtem Wasser, sowie in der Luft, s. gleich weiter).

Bemerkenswert ist das Verhalten in der Luft (s. schon oben). POLIMANTI unterscheidet vier Stadien dieser Asphyxie (nach einer mächtigen Inspiration, s. oben bei HOFMANN): I. Erregung, durch starke Exspirationen charakterisiert; II. periodische Respirationen; III. anscheinend normaler Atemrhythmus; IV. (wir können kurz sagen) Lähmungsstadium. Der Autor will das Erscheinen der periodischen Atmung nach den heftigen Abwehrexspirationen durch „Gewöhnung“ der Schleimhäute erklären. — Nach der Rückkehr des Wassermediums sollen keine „kompensierenden“ Atembewegungen (= Dyspnoë) auftreten (es soll aber die allmählich in der Luft erschienene Zunahme des Atemrhythmus auch im Wasser eine Weile fortbestehen).

Der Autor glaubt schließen zu dürfen, daß, da der Atmungsrhythmus fast der gleiche sowohl in der Luft als auch im Wasser ist, die Hauptbedeutung bei der Regulation den die Atmungsbewegungen verrichtenden Organen zukommt. Die Summe der Reize, die aus den Atembewegungen entstehen, übt einen wesentlich regulierenden Einfluß auf die Atmung aus im Sinne der HERINGschen Selbststeuerung. In gleichem Sinne hat sich UEXKÜLL geäußert; POLIMANTI denkt aber, wenn ich ihn recht verstehe, mehr an den Muskelsinn, während UEXKÜLL die Zug- und Druckänderungen an den Atemvorrichtungen für das Wichtigste hielt. Ohne Zweifel ist zum Entstehen der Atembewegungen der Kontakt der Respirationsfläche mit dem Wasser nicht nötig, dieser besitzt nur eine regulierende Bedeutung.

Auf Grund der bisherigen Forschungsergebnisse möchte ich folgendermaßen schließen: Das Atemzentrum der Cephalopoden besitzt eine reine („primäre“) Automatie (ähnlich derjenigen des Herzens, s. bei den Fischen, Amphibien und in der Schlußbetrachtung); die äußere Körperoberfläche, die Oberfläche der Atemorgane (wahrscheinlich auch das Herz etc.), die zentripetalen Bahnen von den Atem-

muskeln besitzen einen weitgehenden regulatorischen Einfluß auf diese automatische Tätigkeit. Es besteht wahrscheinlich aber keine zentrale („chemische“, „Blut“-)Regulation (wie dies bei den „sekundär“ automatisch tätigen Atemzentren der Fall ist).

WILLEMS zusammenfassende Arbeit über die Physiologie der Cephalopoden (138) war mir nicht zugänlich. — Künstliche Atmung wird bei Operationen durchgeführt (s. z. B. MAGNUS, 82), indem durch ein Glasrohr frisches Atemwasser über die Kiemen geleitet wird.

Ueber die Füllung der Kammerräume der Tetrabranchiaten (*Nautilus*) mit Gas s. bei PAGENSTECHER (91); es wird VAN BREDA zitiert, nach welchem daselbst kein Kohlendioxyd und mehr Stickstoff als in der Atmosphäre vorkommt, woraus der Schluß gezogen wird, daß es sich nicht um ausgeatmete, sondern „aus dem Seewasser durch Voranschieben des Körpers“ ausgepumpte Luft handelt; es wird der ganzen Vorrichtung eine hydrostatische Funktion beigelegt, indem einerseits durch Körperverschiebungen, andererseits durch Blutverschiebungen (vermittelst des Siphos) der Luftraum verändert wird. S. LANG (78). Ueber die Gassekretion s. in diesem Handb., Bd. I, 2, p. 89, WINTERSTEIN.

Literatur.

Mollusken.

1. ***Alder, J.***, *A reply to some statements of Dr. Williams on the controversy respecting the branchial currents in the Lamellibranchiata. Ann. and Mag. Nat. Hist., (2) Vol. 14 (1854), p. 177.*
2. *— and **Hancock, A.**, On the branchial currents in Pholas and Mya. Ebenda, (2) Vol. 8 (1851), p. 370.*
3. ***Amaudrut,*** *Le système nerveux de quelques mollusques pulmonés. Bull. Soc. Philom. Paris, (7) T. 10, p. 68. (Neap. Jhb., 1886, p. 45.)*
4. ***André, É.***, *Contribution à l'anatomie et à la physiologie des Ancylus lacustris et fluviatilis. Rev. Suisse de Zool., T. 1 (1893), p. 427.*
5. ***Anthony, R.***, *Contribution à l'étude du mode de vie et de locomotion du Pecten. Bull. Mus. Océan. Monaco, 1906. (Ref. Arch. f. Naturgesch. 1906, Moll., p. 45.)*
6. ***Baer, C. E. v.***, *Ueber den Weg, den die Eier unserer Süßwassermuscheln nehmen, um in die Kiemen zu gelangen, nebst allgemeinen Bemerkungen über den Bau der Muscheln. Meckels Arch. f. Anat. u. Physiol., 1830, p. 313.*
7. ***Baglioni, S.***, *Physiologie des Nervensystems. Dieses Handb. Bd. 4 (1911), p. 188.*
8. ***Bauer, V.***, *Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mit besonderer Berücksichtigung der im Mittelmeer häufigen Formen. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 19 (1908—9), p. 239—245.*
9. ***Bavay,*** *Note sur la respiration des Ampullaires. Journ. de Conchyl., T. 23 (1875). (Bibl.)*
10. ***Bavrey, A.***, *Au sujet d'un petit grouppe de mollusques pulmonés terrestres operculés pourvus d'un canal aérifère logé dans le test. Bull. Soc. Zool. France, T. 28 (1903), p. 140. (Neap. Jhb.)*
11. ***Bernard, F.***, *Recherches sur les organs palléaux des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sc. Nat., (7) T. 9 (1890), p. 89.*
12. ***Bert, P.***, *Mémoire de la physiologie de la seiche. Mém. de la Soc. sc. de Bordeaux, T. 5 (1867), p. 115.*
13. *— Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870, p. 181.*
14. ***Bethe, A.***, *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903, p. 113.*
15. *— Wirbellose Tiere. Handb. d. physiol. Methodik, Bd. 1, Abt. 2. (1908), p. 92.*
16. ***Binney,*** *in Bull. Mus. C. Z. Harvard, Vol. 4, p. 378; zit. nach Cooke (31a), p. 28.*
17. ***Blumrich, J.***, *Das Integument der Chitonen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 52 (1891), p. 404.*
18. ***Bohn, G.***, *Des ondes musculaires respiratoires et locomotrices chez les Annélides et Mollusques. Bull. Mus. Hist. Nat., 1902. (Bibl.)*
19. ***Bonnet,*** *Der Bau und die Zirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morph. Jahrb., Bd. 3 (1877), p. 282.*
20. ***Bourne, G. C.***, *On the structure of Aenigma aenigmatica; a contribution to our knowledge of the Anomiacea. Quart. Journ. micr. Sc., (2) Vol. 51 (1907), p. 253.*

21. **Boutan, L.**, *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. Arch. Zool. exp., (2) T. 3 (1886), p. 173.*
22. **Braun, M.**, *Ueber eine Art Stimme bei Helix aperta Born. Nachr. Bl. Deutsche Malak. Ges., Jahrg. 19, p. 102. (Neap. Jhb., 1887, p. 43.)*
23. **Buchner, O.**, *Beiträge zur Kenntnis des Baues einheimischer Planorbiden. Jahresh. d. Ver. vaterl. Naturk. Stuttgart, Jahrg. 35, p. 47. (Neap. Jhb., 1891, p. 47.)*
24. **Burian, R.**, *Methodische Bemerkungen über Nervenmuskelpräparate von Oktopoden. Zeitschr. f. biol. Technik u. Methodik, Bd. 1 (1908), p. 136.*
25. **Clark, W.**, *Observations on the Littorinidae. Ann. and Mag. Nat. Hist., (2) Vol. 5 (1850), p. 352.*
26. — *On the Pholadidae. Ebenda, Vol. 6 (1850), p. 322.*
27. — *On the branchial currents in Bivalves. Ebenda, Vol. 12 (1853), p. 303.*
28. — *On Ancylus oblongus and A. fluviatilis. Ebenda, (2) Vol. 15 (1855), p. 278.*
29. — *On the genus Truncatella. Ebenda, Vol. 12 (1893), p. 4.*
30. **Contejean, Ch.**, *La respiration du limaçon. Compt. rend. Soc. Philom. Paris, No. 3, p. 8. (Neap. Jhb., 1890, p. 59.)*
31. — *Sur la respiration du colimaçon. Bull. Soc. Philom. Paris (8) T. 3 (1891), p. 12. (Neap. Jhb.)*
31a. **Cooke, A. H.**, *Molluscs in Cambridge Nat. Hist., Vol. 3, 1895.*
32. **Dakin, W. J.**, *The visceral ganglion of Pecten, with some notes on the physiology of the nervous system and an inquiry to the innervation of the osphradium in the Lamellibranchiata. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, Bd. 20 (1901), p. 1.*
33. **Davis, J. R.** and **Fleure, H. J.**, *Patella. Liverp. Mar. Biol. Comm. Mem., No. 10 (1903). (Neap. Jhb., 1904).*
34. **Dawson, J.**, *Some physical reactions of Physa. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 18 (1907); Proc. of Amer. Physiol. Soc., p. XIII.*
34a. — *The biology of Physa. Behavior Monographs publ. in connect. with the Jour. of Anim. Behavior 15. 4. Ref. Centralbl. f. Physiol. 1912, p. 14.*
35. **Drew, G. A.**, *Locomotion in Solenomyia and its relatives. Anat. Anz., Bd. 17 (1900), p. 17.*
36. — *The habits, anatomy and embryology of the giant scallop (Pecten tenuicostatus Migh.) Univ. Maine Stud., Orono, No. 6. (Neap. Jhb., 1906).*
37. — *The habits and movements of the razor-shell clam, Ensis directus Con. Biol. Bull., Vol. 12 (1907), p. 127.*
38. **Dubois, R.**, *Anatomie et physiologie comparées de la pholade dactyle. Ann. de l'Univ. de Lyon, T. 2 (1892), p. 7.*
39. **Engelmann, T. W.**, *Die Protoplasma- und Flimmerbewegung. Herm. Handb. d. Physiol., Bd. 1 (1879), p. 381.*
40. **Fischer, P.**, et **Bouvier, E. L.**, *Sur le mécanisme de la respiration chez les Ampullarides. Compt. rend. Acad. Sc., T. 111 (1890), p. 200.*
41. **Fischer** and **Crosse**, *in Mexico, p. 437; zit. nach Cooke (31a), p. 27.*
42. **Fleure, H. J.**, *Zur Anatomie und Phylogenie von Haliotis. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 39 (1905), p. 260.*
43. **Fol, H.**, *Étude sur le développement des mollusques III. Arch. de zool. expér. et gén., T. 8 (1879—80), p. 204.*
44. **Forel**, *in N. Denkschr. Schweiz. Ges., Bd. 29, (2) p. 196; zit. nach Cooke (31a), p. 162.*
44a. **François-Franck, Ch. A.**, *Chronophotographie d'un jet de liquide coloré montrant le trajet du courant de l'eau à travers la chambre respiratoire des animaux aquatiques. C. R. Soc. Biol., T. 62 (1907), p. 449.*
45. **Frederiq, L.**, *Recherches sur la physiologie du poulpe commun (Octopus vulgaris). Arch. de zool. expér. et gén., T. 7 (1878), p. 566.*
46. — *Sur l'innervation respiratoire chez le poulpe. Compt. rend. Acad. Sc., T. 88 (1879), p. 346.*
47. **Fröhlich, A.**, *Studien über die Statocysten. 1. Versuche an Cephalopoden und Einschlägiges aus der menschlichen Pathologie. Pflügers Arch., Bd. 102 (1904), p. 415.*
48. **Fröhlich, F. W.**, *Experimentelle Studien am Nervensystem der Mollusken. 12. Summation, „scheinbare Bahnung", Tonus, Hemmung und Rhythmus am Nervensystem von Aplysia limacina. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 11 (1910), p. 309.*
49. — *Idem. 13. Ueber die durch das Pedalganglion von Aplysia limacina vermittelte „Reflexverkettung". Ebenda, p. 351.*
50. — *Idem. 5. Summation, „scheinbare Bahnung", Tonus und Hemmung am Nervensystem der Cephalopoden. Ebenda, Bd. 10 (1910), p. 461.*
51. **Fuchs, L.**, *Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. Pflügers Arch., Bd. 60 (1895), p. 173.*

52. **Gain, W. A.,** *Respiration of Ancylus fluviatilis. Journ. of Conch., 1887, p. 331. (Ref. nach Arch. f. Naturgesch., Bd. 55, 2 p. 422.)*
53. **Garner,** *in Transact. of the Zool. Soc. Vol. 2, p. 91 und Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. 3; zit. nach Alder and Hancock, p. 371.*
54. **Garstang, W.,** *A complete list of the opisthobranchial molluscs found at Plymouth, with further observations on their morphology, colours and natural history. Journ. Mar. Biol. Assoc. London, (2) Vol. 1, p. 399. (Neap. Jhb., 1890.)*
55. **Gaspard,** *Beiträge zur Physiologie der Gartenschnecke (Helix pomatia L.). Journ. de Physiol. exp. et path., Magendie, T. 2 (1823), p. 295. (Meckels Deutsch. Arch. f. Physiol., Bd. 8 1823, p. 243.)*
56. **Gilchrist, J. D. F.,** *Beiträge zur Kenntnis der Anordnung, Korrelation und Funktion der Mantelorgane der Tectibranchiata. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 28 (1894), p. 408.*
57. **Gosse, P. H.,** *Cardium exiguum, its siphons and its byssus. Ann. and Mag. Nat. Hist., (2) Vol. 18 (1856), p. 257.*
58. **Griesbach, H.,** *Ueber das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 38 (1883), p. 1.*
59. **Guiart, J.,** *Contribution à l'étude des gastéropodes opisthobranches et en particulier des céphalaspides. Mém. Soc. Zool. France, T. 14. (Neap. Jhb., 1901, p. 46.)*
60. **Heath, H.,** *The habits of a few Solenogastres. Zool. Anz., Bd. 27 (1904).*
61. **Hedley, Ch.,** *Mollusca as purifiers of water. Journ. Malac. London, V. 3, p. 73. (Neap. Jhb., 1894).*
62. **Herdman, W. A.,** *Experiments on molluscs. 3. Ann. Rep. Puff. Isl. Biol. Stat., 1890, p. 17. (Neap. Jhb.) — Proc. Liverp. Biol. Soc., Vol. 4 1890, p. 50; zit. nach Cooke (31a), p. 151.*
62a. **Hofmann, F. B.,** *Gibt es in der Muskulatur der Mollusken periphere, kontinuierlich leitende Nervennetze bei Abwesenheit von Ganglienzellen? I. Untersuchungen an Cephalopoden. Pflüg. Arch., Bd. 118 (1907), p. 378.*
63. **Holzfuss, E.,** *Planorbis corneus, ein Doppelatmer. Natur u. Haus, Jahrg. 14 (1906), p. 234.*
64. **Janssens, F.,** *Les branchies des Acéphales. La Cellule, T. 9 (1893). (Neap. Jhb.)*
65. **Jhering, H. v.,** *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. Bull. Soc. France Belge, T. 23 (1891), p. 148. (Neap. Jhb.)*
66. **Imbert, Fleury,** *Sur le mécanisme de la respiration du limaçon terrestre. Journ. de la Physiol. expér. et path. par F. Magendie, T. 3, 1 (1823), p. 161.*
67. **Jordan, H.,** *Die Physiologie der Lokomotion bei Aplysia limacina. Ztschr. f. Biol., Bd. 41 (1901), p. 196.*
68. **Joubin, L.,** *Céphalopodes provenants des campagnes de la „Princesse Alice". Rés. Camp. Sc. Monaco, T. 17 (1900), p. 135. (Neap. Jhb., 1901, p. 70.)*
68a. — *Céphalopodes. Le sèche officinelle (Sepia officinalis L.). Zool. descript. des invertébrés, Paris 1900, p. 509.*
69. **Joyeux-Laffuie, J.,** *Organisation et développement de l'Oncidie (Onchidium celticum Cuv.). Arch. de Zool. expér. et gén. T. 10 (1882), p. 225.*
70. **Keferstein, W.,** *Malac. cephalophora, in Bronns Kl. u. d. Ordn. Tierreichs, Bd. 3, 2 (1862—1866).*
71. **Kellogg, J. L.,** *The ciliary mechanism in the branchial chamber of the Pelecypoda. Science, (2) Vol. 11, p. 172. (Neap. Jhb., 1900, p. 18.)*
72. — *Some notes from a study in the morphology of the Lamellibranchiata. J. Hopkins Univ. Circ., Vol. 11, p. 80. (Neap. Jhb., 1892, p. 28.)*
73. **Klemensiewicz, R.,** *Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechsels der Cephalopoden. Sitz.-ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 78 (1878), Abt. 3, p. 7.*
74. **Köhler, A.,** *Beiträge zur Anatomie der Gattung Siphonaria. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. 7 (1893), p. 1.*
75. **Kowalewsky, A.,** *Études anatomiques sur le genre Pseudovermis. Mém. Ac. Imp. St. Pétersb., T. 12 (1901). (Zool. Ctbl., 1902.)*
76. **Krukenberg, C. F. W.,** *Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der nervösen Apparate. Vergl. physiol. Vorträge, Bd. 1 (1886), p. 397.*
77. **Lampert, K.,** *Das Leben der Binnengewässer, Leipzig 1899.*
78. **Lang, A.,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl. I.* **Hescheler, K.,** *Mollusca, Jena 1900.*
79. **Lehmann,** *Die lebenden Schnecken und Muscheln Stettins, Kassel 1873.*
80. **Mac Alpine, D.,** *Observations on the movements of the entire detached animal and of the detached ciliated parts of bivalve molluscs (gills, mantle-lobes, labial palps, and foot). Proc. Roy. Soc. Edinb., Vol. 15, p. 173. (Neap. Jahrb., 1889, p. 28.)*
81. — *Continued observations on the progression and rotation of bivalve molluscs and*

of detached ciliated portions of them. Ebenda, Vol. 16, p. 725. (Neap. Jahrb., 1890, p. 28.)
82. **Magnus, R.**, *Die Pupillarreaktion der Octopoden. Pflügers Arch., Bd. 92 (1902), p. 629.*
83. **Marceau, F.**, *Sur l'état des muscles adducteurs pendant la vie chez les mollusques acéphales. Compt. rend. Ac. Sc., T. 142 (1906), p. 1294.*
84. **Meisenheimer, J.**, *Die Weinbergschnecke, Leipzig 1912.*
85. **Milne-Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris 1857, T. 2, p. 25 etc.*
86. **Moquin-Tandon**, *Recherches anatomo-physiologiques sur l'Ancyle fluviatile. Journ. de Conchyliologie, T. 3 (1852), p. 124. (Milne-Edwards, s. 85, p. 88.)*
87. — *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, T. 1 (1856), p. 81. (S. Milne-Edwards s. 85, p. 88; Cooke, 31a, p. 161.)*
88. **Nagai, H.**, *Erstickung und Narkose des Flimmerepithels. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 37.*
89. **Nierstrasz, H. F.**, *Das Herz der Solenogastren. Verhandl. Akad. Amsterdam nach Neap. Jahrb., 1903, p. 13. — Neue Solenogastren. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. 18 (1903).*
90. **Olt, A.**, *Lebensweise und Entwicklung des Bitterlings. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 55 (1893), p. 544.*
91. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin, 1880.*
92. **Pauly, A.**, *Ueber die Wasseratmung der Limnäiden, München 1877.*
93. **Pearl, A.**, *A curious habit of the slug Agriolimax. Rep. Michig. Ac., 1901, p. 75. (Neap. Jahrb., 1902, p. 53.)*
94. **Pelseneer, P.**, *Prosobranches aériens et pulmonés branchifères. Arch. de Biol., T. 14 (1896), p. 351.*
94a. — *Les Lamellibranches sans branchies. Bull. Soc. Zool. France, T. 14 (1888).*
95. **Piéron, H.**, *De l'influence de l'oxygène dissous sur le comportement des invertébrés marins. Des rythmes engendrés par une variation périodique de la teneur en oxygène. Compt. rend. Soc. Biol., T. 64 (1908), p. 1020.*
96. **Plate, L. H.**, *Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. 1. Anatomie der Gattung Daudebardia und Testacella. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. 4 (1891), p. 505.*
97. — *Idem. 2. Die Oncidiiden. Ebenda, Bd. 7 (1893), p. 93.*
98. — *Mitteilungen über die zoologischen Studien an der chilenischen Küste. Sitz.-ber. Akad. Wiss. Berlin, 1894, p. 1269.*
99. — *Gibt es septibranchiate Muscheln? Sitz.-ber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, p. 24. (Neap. Jahrb., 1894, p. 48.)*
100. — *Ueber einen neuen Typus der Luftatmung, die Niere und subkutanes Sinnesorgan bei Nacktschnecken aus der Familie der Janellen. Ebenda, p. 141. (Neap. Jahrb., 1894, p. 39.)*
101. — *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden (Janella schauinslandi und Aneitella berghi). Zool. Jahrb., Abt. f. Morph. etc., Bd. 11 (1898), p. 193.*
101a. — *Die Anatomie und Physiologie der Chitonen I. Fauna chilensis 1. Spengels Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. (1897), p. 130.*
102. **Polimanti, O.**, *Beiträge zur Physiologie von Sepia officinalis L. II. Atmung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1912, p. 53.*
103. **Pruvot, G.**, *L'organisation de quelques Néoméniens des côtes de France. Arch. de Zool. exp., (2) T. 9 (1891), p. 699.*
104. **Quatrefages**, *Résumé des observations faites en 1844 sur les Gastéropodes phlébentérés. Ann. d. Sc. nat., T. 11 (1848), p. 128.*
104a. **Raeynakers, P.**, *Sur l'ablation des premiers tours de spire chez le Paludina contexta. Proc. verb. Soc. R. Malac. Belge 1883, p. 137 (Bibl.).*
105. **Ramanan, V. V.**, *On the respiratory and locomotory habits of Ampullaria globosa Sw. Journ. Malac. Lond., Vol. 10, p. 107. (Neap. Jahrb., 1903).*
106. **Ransom, W. B.**, *On the cardiac rhythm of Invertebrata. Journ. of Physiol., Vol. 5 (1884), p. 261.*
107. **Sabatier, A.**, *Sur l'appareil respiratoire des Ampullaires. Compt. rend. Soc. Biol., T. 88 (1879), p. 1325.*
108. **Sarasin, C. F., und P. B.**, *Ueber zwei parasitische Schnecken. Zool. Anz., Bd. 10 (1886), p. 19.*
109. **Schwartz, A.**, *Versuche über die Veränderungen der Reflexerregbarkeit Wirbelloser bei Sauerstoffmangel und Sauerstoffüberfluß. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 411.*

110. **Schiemenz, P.**, *Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). Mitteil. a. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 5 (1884), p. 509.*
111. — *Idem. 2. Teil. Ebenda, Bd. 7 (1887), p. 423.*
112. — *Wie bohrt Natica die Muscheln an? Ebenda, Bd. 10 (1891).*
113. **Semper, K.**, *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere, 1880.*
114. **Simroth, H.**, *Die Hautanpassung eines Placophoren an die Luft. Sitz.-ber. d. Naturf. Ges. Leipzig f. d. Jahr 1893/94, p. 104. (Neap. Jahrb.)*
115. — *Die Gastropoden der Plankton-Expedition. Ergeb. d. Plankton-Exp., Bd. 2 (1895), p. 206. (Neap. Jahrb.)*
116. — *Gastropoda prosobranchia in Bronns Kl. u. Ord. d. Tierreichs, Bd. 3, Abt. 2, 1896—1907, p. 171 etc.*
117. **Soffe, K.**, *Atemgeräusche bei Schnecken. Zool. Beob. Frankfurt a. M., Jahrg. 47 (1906).*
118. **Spallanzani, L.**, *Mémoires sur la respiration. Trad. en franç. par J. Senebier d'après son manuscrit inédit, Genève 1803, p. 241, 283, 305 etc.*
119. **Steiner, J.**, *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. III. Abt. Die wirbellosen Tiere, Braunschweig 1898, p. 65.*
120. **Stempell, W.**, *Beiträge zur Kenntnis der Nuculiden. Zool. Jahresber., Suppl.-Bd. 4, p. 339. (Neap. Jahrb., 1898, p. 13).*
121. **Stenta, M.**, *Ueber eine bei Lamellibranchiaten beobachtete untere Rückströmung, sowie über die Wimperrinne des Mantels von Pinna. Zool. Anz., Bd. 24 (1903), p. 521.*
122. — *Zur Kenntnis der Strömungen im Mantelraume der Lamellibranchiaten. Arb. a. d. Zool. Inst. d. Wien. Univ., Bd. 14 (1903), p. 211.*
123. **Thiele, J.**, *Die Mundlappen der Lamellibranchier. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 44 (1886), p. 265.*
124. **Treviranus**, *Organisches Leben, Bd. 1, p. 275.*
125. **v. Uexküll**, *Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Ztschr. f. Biol., Bd. 28 (1891), p. 550.*
126. — *Idem. 3. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Nerven. Ebenda, Bd. 30 (1894), p.326.*
127. — *Idem. 4. Zur Analyse des Zentralnervensystems. Ebenda, Bd. 31 (1895), p. 584.*
127 a. — *Studien über den Tonus. 6. Die Pilgermuschel. Ebenda, Bd. 58 (1912), p. 305.*
128. **Villanes, H.**, *Recherches sur la filtration de l'eau par les mollusques et applications à l'ostréiculture et à l'océanographie. Compt. rend. Acad. Sc., T. 114 (1892), p. 1386.*
129. **Vlès, F.**, *Mécanisme de la nage du Pecten. Ebenda, T. 143 (1906), p. 611.*
130. **Vulpian, A.**, *Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux, Paris 1866.*
131. **Wallengren, H.**, *Zur Biologie der Muscheln. 1. Die Wasserströmungen. K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund, (2) Bd. 16. (Neap. Jahrb., 1905, p. 16.)*
132. **Walter, H. E.**, *The behavior of the pond snail, Limnaeus elodes Say. Cold Spring Harbor Monogr. N. 6. Brooklyn 1906 (ref. Arch. f. Naturg., 1906, Mollusca, p. 44).*
133. **Wegmann, H.**, *Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. Zool. exp. (2), T. 2 (1884), p. 289.*
134. **Whatmore, Ch. A.**, *Respiration of Ancylus fluviatilis. Journ. of Conchol., Vol. 6 (1889). (Bibl.)*
135. **Wiedersheim**, *Zur Biologie von Limnaea auriculata. Zool. Anz., Bd. 2 (1879), p. 572.*
136. **Willem, V.**, *Prosobranches aériens et pulmoné aquatique. Bull. Ac. Roy. Belg., T. 29 (1895), p. 73. (Zool. Cent.)*
137. — *Observations sur la respiration cutanée des Limnées et son influence sur leur croissance. Ebenda, T. 32 (1896), p. 563.*
138. — *Résumé de nos connaissances sur la physiologie des Céphalopodes. Bull. scient. France Belg., T. 31 (1898).*
139. **Williams**, *On the mechanism of aquatic respiration and structure of organs of breathing in invertebrate animals. Ann. of Nat. Hist., a) Ser. 2, Vol. 14 (1854), p. 48, 241. — b) Ser. 2, Vol. 16 (1855), p. 324. — c) Vol. 17 (1856), p. 35. — d) Vol. 19 (1857), p. 195.*
140. **Wirén, A.**, *Studien über die Solenogastres. 1. Monographie des Chaetoderma nitidulum. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. 24 (1892), p. 66. (Neap. Jahrb.)*
141. **Woodward, S. P.**, *Notes on the habits of bivalve shell-fish. Ann. and. Mag. of Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 12 (1853), p. 415.*
142. — *On Panopaea aldrovandi Lam. Ebenda, Ser. 2, Vol. 18 (1856), p. 415.*

143. *Yung, E., Contribution à l'hist. physiologique de l'escargot (Helix pomatia). Mém. cour. Ac. Roy. Belg., T. 49 (1888), p. 1.*

144. *Ziegeler, M., Das Leben der Süßwasserschnecken. Bibl. f. Aq.- u. Terrarienkunde, H. 14/15. Braunschweig, G. Wenzel, 1908.*

XI. Tunicaten.

Unter den Tunicaten kommen außerordentliche ökologische Unterschiede vor, je nachdem sie frei oder seßhaft, einzeln oder kolonienbildend sind; denselben werden wohl auch große, leider bisher ungenügend bekannte Uuterschiede der gaswechselverrichtenden Mechanismen entsprechen.

Größtenteils finden wir die hochausgebildete Respirationsvorrichtung in dem mächtig entwickelten vorderen Abschnitte des Darmkanals, dem sog. Kiemenkorbe (Kiemensacke), dessen spaltenförmige Oeffnungen entweder direkt nach außen münden, oder indirekt durch den Peribranchialraum (die Atrialhöhle) und von da durch den Kloakenabschnitt des Darmkanals mit der Außenwelt kommunizieren. Durch diese Kiemenorgane wird von der Mundöffnung oder dem Inspirationssiphon aus zur Kloakenöffnung oder zum Exspirationssiphon hin gewöhnlich ein kontinuierlicher Atemstrom erhalten (zugleich wird dadurch die Nahrungszufuhr und die Entfernung von Exkrementen und Sexualprodukten besorgt). Als Motor dieses Atemstromes ist hauptsächlich der Wimperschlag anzusehen; die betreffenden Flimmerzellen liegen gewöhnlich nur an den Rändern der Kiemenspalten (Carus, 4; Milne-Edwards, 10). (Nur andeutungsweise erwähnen wir hier, daß man dem sogenannten Flimmerorgan unter anderem auch die Bedeutung eines speziellen Organes zur Erleichterung des Gaswechsels des Nervenganglions zugeschrieben hat, siehe z. B. bei Sheldon, 14).

Die **Appendicularien** (Larvaceen, Copelaten) sind pelagisch lebende, kleinere, niedriger organisierte Formen, welche in geräumigen gallertigen Gehäusen frei leben, die sie aber verlassen können; durch beständige lebhafte Wellenschwingungen des Ruderschwänzchens, die von seiner Basis zu der nach unten gekrümmten Spitze verlaufen, unterhält das Tier eine ausgiebige Zirkulation des Wassers im Gehäuse: das letztere besitzt eine annähernd **Y**-förmige Höhle, deren zwei oberen Kanäle nach oben, der untere nach unten hin ausmünden; die Mitte des Hohlgebildes ist erweitert und setzt sich in zwei symmetrische blinde Divertikel (Seitenkammern) fort; das Wasser tritt durch die paarige obere Mündung ein und durch die unpaarige untere heraus. Dieser Wasserstrom ist nicht nur als Atemstrom anzusehen, sondern er führt zugleich die Nahrungspartikel herbei und hält das ganze Gebilde, das schwerer ist als das Seewasser, an der Wasseroberfläche und bewirkt auch eine schwache Fortbewegung desselben. (Die Tiere werden von 200 m Tiefe abwärts immer seltener angetroffen.) Das Tier verläßt sein Gehäuse in gewissen verhältnismäßig kurzen Zeiträumen spontan, andererseits aber auch, wenn dasselbe sich an irgendwelche Gegenstände anklebt oder von anderen Tieren bedroht wird: durch ausgiebige Schläge des Ruderschwänzchens schwimmt es umher, um sich ungefähr in einer Stunde eine neue Wohnstätte zu sezernieren. Im Schatten und im Kühlen sind die Oszillationen des Schwanzes bei

Oikopleura und *Fritillaria* ruhig und gleichmäßig (Delage-Hérouard, 5, Lohmann, 9). Bei den einzelnen Gattungen findet man verschiedene Abweichungen von dem geschilderten Typus. So z. B. ist das Gehäuse von *Fritillaria* (im Gegensatz zu *Oikopleura*) nur während der durch Schwanzoscillationen erhaltenen Wasserbewegung aufgetrieben und dilatiert, sinkt aber bis zum Kontakt mit der Epidermis des Tieres zusammen, sobald dieselbe aufhört (Delage-Hérouard). Bei *Kovalevskya* liegt der Körper größtenteils dem mit einer einzigen großen Oeffnung versehenen Gehäuse angeschmiegt, mit dem Schwanz nach oben gerichtet: der letztere allein ist frei und oscilliert mächtig, so daß das Wasser in der vertikalen Achse eindringt und längs der meridianartig hervorragenden Leisten der innern Kapseloberfläche wegströmt.

Der eigentliche Atemstrom des Körpers tritt durch die stets klaffende Mundöffnung in den geräumigen Pharynx ein, der gleichzeitig das Kiemenorgan vorstellt, und verläßt den Körper direkt in das umgebende Medium hinein durch zwei exspiratorische Oeffnungen (Spiracula, Stigmata), die rechts und links etwas unter der Analmündung liegen. Die Strömung wird durch mächtige Wimperschläge der gewöhnlich in der Mitte der Exspirationskanäle (aber bei *Megalocercus* fast bis an ihren Mündungen, Delage-Hérouard, 5) befindlichen Wimperringe bewirkt. Die in dem sonst wimperlosen Pharynx schlagenden Flimmerbogen sind dagegen vorwiegend im Dienste der Nahrungsaufnahme tätig, indem sie die von den drüsigen Zellen des Endostyls sezernierten Schleimfäden samt den an denselben haftenden Nahrungspartikeln zum Oesophagus hin befördern; die Nahrung wird verdaut, die Schleimfäden verlassen den Körper durch die Analöffnung und werden durch den austretenden Atemstrom zerstückelt und fortgeschwemmt; man kann allerdings auch dem durch die Verdauungsröhre hindurchgehenden Wasserstrome eine gewisse respiratorische Bedeutung beimessen.

Bezüglich der speziellen Einrichtungen sei nur auf *Kovalevskya* hingewiesen, wo weder Endostyl, noch Flimmerbogen vorkommen, sondern ein stark bewimpertes ventrales und ein dorsolaterales Paar von aus einzelligen zahnförmigen Gebilden bestehenden Leisten vorgefunden werden, wodurch die Pharynxhöhle in drei Abteilungen unvollständig getrennt wird: die mediane führt vom Munde zum Oesophagus, während die lateralen in die Spiracula übergehen; durch die letzteren geht der Atemstrom, während die Nahrungspartikelchen von ihnen abgelenkt und zum Oesophagus befördert werden.

Die Richtung des Wasserstromes wird zuweilen spontan, ohne irgendwelche auffindbare äußere Veranlassung umgekehrt; sonst kommt diese Stromumkehr auch durch äußere Reize zustande, wenn z. B. störende Fremdkörperchen die Flimmergrube berühren, oder wenn ein größerer Körper die am Mundeingange stehenden Tastcirren erregt, worauf für einige Minuten die Kiemenventilation in entgegengesetzter Richtung vollführt wird. In diesen Fällen geht der Gaswechsel unbehelligt vor sich, während allerdings die Nahrungsaufnahme erschwert ist.

Die **Thaliaceen** (Thalien, Salpaeformes) sind freie pelagische Tunicaten, deren tonnenförmiger Körper nach außen von einer

dicht anliegenden Tunica aus Cellulose umgeben wird; nach innen von derselben ist eine mächtige Muskelschicht entwickelt, bestehend aus einer bestimmten Anzahl von zirkulären Bändern, die zuweilen voll, aber auch unvollständig vorkommen (ventral unterbrochen). Die Pharyngeal- und Kloakalhöhle nehmen den Hauptanteil des ganzen Körpers ein, während die kleinen Eingeweide in den ventral gelegenen „Kern“ gleichsam zusammengeschoben sind; die Kieme ist entweder als eine große Scheidewand, von zwei Reihen Kiemenspalten durchbrochen, zwischen dem Pharyngeal- und Kloakalraum erhalten (Dolioliden), oder auf einen schmalen Balken reduziert (Salpiden), so daß rechts und links davon zwei große Kommunikationen bestehen, als ein Paar von Spirakeln. — Der Gaswechsel wird allerdings nicht nur durch die verhältnismäßig kleine Oberfläche des Kiemenorgans, sondern auch durch die übrige innere und wohl auch äußere Körperoberfläche vollführt.

Bei den Dolioliden kommt in den seitlichen Spaltenbezirken der Kieme ein starker Wimperbesatz vor, sonst besitzt weder die Pharynxhöhle (bis auf gewisse, wohl nur der Nahrungsaufnahme dienende Vorrichtungen), noch die Kloakenhöhle Flimmerorgane. Bei den Salpiden soll die Pharynxhöhle mit feinen Cilien versehen sein (Delage-Hérouard, 5), und außerdem werden an dem Kiemenbalken ventral zahlreiche Flimmerleisten vorgefunden. Inwieweit die Flimmervorrichtung bei der Erzeugung des Atemstromes in Betracht kommt, läßt sich auf Grund der bisherigen Kenntnisse nicht bestimmen. Wahrscheinlich ist ihre respiratorische Bedeutung gering im Vergleich mit den mächtigen Muskelmechanismen; vielleicht kommt ihr die sekundäre Rolle zu, die Atemfläche zu reinigen.

Die zirkulären Muskelbänder der Salpiden (gewöhnlich 10) sind annähernd in gleichen Abständen voneinander angeordnet und ventral in verschieden großem Umfange unterbrochen; in der Nachbarschaft der Kloakenöffnung sind sie enger und dichter aneinandergereiht und bilden einen vollständigen Sphincter, während ihr Verlauf gegen die Mundöffnung hin wiederum so abgeändert wird, daß sie mit den Mundlippen in Beziehung treten. Von diesen Mundlippen ist die schwächer hervorragende, aber dickere dorsale schwach oder überhaupt nicht beweglich, während die ventrale die Mundöffnung völlig verschließen kann. Bei den Dolioliden findet man 9 vollständige Muskelringe; die Mundöffnung weist keine beweglichen Lippen auf.

Durch das sehr regelmäßige rhythmische Spiel der Muskelringe wird einerseits die Lokomotion, andererseits der Atemstrom erzeugt. Bei den Salpiden schließt sich bei jeder Zusammenziehung der Muskelbänder die Mundöffnung und das Wasser wird aus der Pharynx- und Kloakenhöhle ausgestoßen, so daß das Tier mit dem Mundende voran weitergestoßen wird; in der nachfolgenden Ruhepause wird durch die Elastizität des Mantels das frühere Körpervolumen hergestellt, indem das Wasser durch die geöffnete Mundspalte eingesaugt wird (dabei wird die Kloakenöffnung verschlossen). Der Gaswechsel wird wahrscheinlich auf der ganzen Fläche der Pharynx- und Kloakalhöhle vollführt, insbesondere aber in der Kiemenregion. Ueber den Mechanismus der Wasserströmung bei den Dolioliden,

wo keine verschließbaren Mundlippen vorkommen, finden wir keine Beobachtungen.

Von den speziellen Fällen verdienen die Verhältnisse bei der Gattung *Octacnemus* erwähnt zu werden. Diese ist eine abyssale Form, bei der der Kiemensack rückgebildet, die Kiemenspalten verschlossen sind, sowie auch das Wimperepithel nicht vorkommt (HERDMAN, 6; nach KEMNA, nach MOSELEY — s. DELAGE-HÉROUARD, 5 — könnten allerdings vielleicht in den Armen des achtstrahlig gebauten Körpers Kommunikationen zwischen dem Pharynx und der Kloake bestehen); sonst kommen starke zirkuläre und radiäre Muskelzüge vor. Nach HERDMAN soll das in großen Tiefen lebende Tier unter dem extremen Wasserdrucke den Gaswechsel ohne irgendwelche spezielle Ventilationsbewegungen ausgiebig vollführen können. KEMNA bezieht die Verkümmerung des Kiemensackes darauf, daß das Tier sich nicht mehr von Plankton ernährt, sondern megophag ist.

Was die aus den Einzelsalpen (resp. aus deren Stolon) hervorgesproßten Kettensalpen betrifft, so heben wir nur hervor, daß die Muskelbänder der Einzeltiere weniger zahlreich und minder entwickelt sind, und die Kieme etwas kürzer ist als bei den Einzelsalpen, während sonst über keine wesentlichen Abweichungen der Respirationsorgane berichtet wird. Die Individuen sind schief zur Längsachse der Kolonie einander parallel orientiert, und das Ganze schwimmt infolge der Kontraktionen der einzelnen Glieder. — Bei den Dolioliden erscheint bei dem stolontragenden Tiere mit der fortschreitenden Entwicklung der Knospen eine bemerkenswerte Rückbildung: seine Kieme wird gleichzeitig mit der Verkümmerung der Verdauungsorgane etc. zurückgebildet, demgegenüber entwickeln sich auf Kosten dieser Reduktionsvorgänge die zirkulären Muskelbänder ganz hervorragend; die gleichsam leere Tonne vollführt mächtige rhythmische Kontraktionen, welche der Fortbewegung der ganzen Kolonie dienen (außerdem fördert dieses rückgebildete Tier die Zirkulation der Körpersäfte; man nennt es „Amme"). Die Lateralsprossen, welche zuerst entstanden sind, sind als Ernährungstiere oder Gastrozooide (Trophozooide) tätig: sie nehmen Nahrung für die Amme und die übrige Kolonie auf, und gleichzeitig „atmen" sie gleichsam für das Ganze. Die kleinen Mediansprossen oder Pflegetiere (Phorozooide) dienen ausschließlich der Ernährung der Sexualsprossen oder Gonozooide. Bei den Gastrozooiden ist die Kloakenhöhle äußerst seicht, so daß die stark konvexe Kieme hervorgestülpt ist, bis sie sogar völlig die lateralen Körperpartien fortsetzt; die Muskeln, von Anfang an auf einen oder zwei Körperringe und auf die Sphinctere der beiden Oeffnungen beschränkt, verschwinden vollständig (da das Tier niemals die Kolonie verläßt). Demgegenüber sind die Phorozooide annähernd wie die Einzelsalpe organisiert: nur enthalten sie statt 9 acht Muskelringe; reif geworden verlassen diese Tiere die Kolonie, die Sexualsprossen tragend und sie pflegend.

Die aus befruchteten Eiern sich entwickelnden Salpenembryonen sind mit der Kloakenwand des Muttertieres verbunden, welches also mit seinem Atemstrome den Gaswechsel der Keime erleichtert. Demgegenüber ist das Doliolidenei sich selbst überlassen und weist diesen Verhältnissen gemäß eine ungemein rasche Entwicklung zur selbständig lebenden Larve auf, welche mittels Schwanzschlägen noch in der Dottermembran enthalten umherschwimmt, ja sogar auch schon wohl dem Gaswechsel dienende rhythmische Kontraktionen der Muskelringe zeigt, die allerdings erst nach Berstung der Dottermembran ihre lokomotorische und respiratorische Tätigkeit zur vollen Geltung bringen.

Von den **Ascidien** (Tethyodeen), deren größte Mehrzahl festgewachsen lebt, führen nur die Luciden oder Pyrosomen ein freies pelagisches Leben.

Sie besitzen gewöhnlich einen verhältnismäßig großen Kiemensack,

aus welchem zahlreiche Stigmata in den Peribranchialraum führen, von wo eine einzige Atrial- oder Kloakenöffnung nach außen mündet. In dem Aufbaue der Kieme, ihrer Ausdehnung usw. besteht eine außerordentliche Mannigfaltigkeit. Der Wasserstrom wird durch Flimmerbewegung, hauptsächlich in der Region der Kiemenspalten bewirkt. Die Muskulatur, insbesondere diejenige der beiden Körperöffnungen, nimmt vorwiegend nur an der Regulation des Atemstromes teil, kann aber vielleicht auch bei der Erzeugung der Körperdurchströmung mitwirken; das starke Ausspritzen aus den beiden Oeffnungen, z. B. bei Herausnahme des Tieres aus Wasser ist schon längst bekannt (z. B. bei Carus, 4); auch sonst werden wohl der Muskeltätigkeit verschiedene Schutz- und Reinigungsreaktionen zukommen. Bei *Ascidiella scabroides* berichten z. B. Selys und Longchamps (13) über solche Schutzbewegungen, durch die die zarte Kiemenwand der resistenten Körperwand genähert wird.

Ueber den Atemstrom der Ascidien berichtet J. Müller (12), daß „regelmäßige Intermissionen in der Wimperbewegung an den Kiemen vorkommen: nach einer gewissen Zeit der Dauer hört alle Bewegung auf, und nach einer Pause tritt sie wieder vollständig ein, und dies wechselt regelmäßig ab; diese Beobachtung, welche auf den Zusammenhang der Wimperbewegung mit dem Nervensystem hinweist, ist an den kleinen, ganz durchsichtigen, von Lister beschriebenen Ascidien der Nordsee gemacht worden" (an denen auch die wechselnde Richtung des Blutstromes sich leicht beobachten läßt). Auch bei *Corella parallelogramma* läßt sich nach Herdman (mittels schwacher Vergrößerung) das Spiel der Flimmerorgane an den spiraligen Stigmen des Kiemenkorbes direkt durch den glashellen Mantel verfolgen.

Bei *Ciona intestinalis* haben schon ältere Autoren (z. B. auch Williams, 15), aber besonders Loeb (8) den Schutzreflex beschrieben, der insbesondere von den Siphonen ausgelöst werden kann (Schluß beider Siphonen, meist unter Zusammenziehung des ganzen Körpers); für die Atemverhältnisse wichtig ist der Ejektionsreflex (s. Jordan, 7), bei dem der eine Sipho verschlossen, alle Muskeln schnell kontrahiert und Wasser mit Fremdkörpern meist durch den offengebliebenen Analsipho herausgeschleudert wird. Es ist möglich, daß dieser Reflex auch als dyspnoische Erscheinung aufgefaßt werden kann, da er insbesondere häufig beobachtet wird, wenn normale Tiere längere Zeit in kleinen Wasserquanten verbleiben. Baglioni (1) findet den Schutzreflex durch Reizung der äußeren, den Expulsiv- oder Ausspeireflex durch Reizung der inneren Oberfläche der Atemhöhle ausgelöst; der letztere ist wahrscheinlich an dyspnoischen Tieren — infolge erhöhter Reizbarkeit — leichter auslösbar; ob die Ejektionsreflexe den wahren Atembewegungen entsprechen, müßte erst untersucht werden. Neuerdings hat Polimanti (12a) die Tätigkeit der Siphonen insbesondere auch ihre Reizreaktionen sehr gründlich untersucht; er findet den Ejektionsreflex des aboralen Sipho energischer, beschreibt Kontraktionen des ganzen Mantels bei den Zusammenziehungen der Siphonen, schildert die Aenderungen der Reizbarkeit nach Entfernung des Ganglions, und weicht in mancher Hinsicht von den Ansichten der vorher genannten Autoren ab, aber für die Physiologie der Atmung bringt er keine neuen Gesichtspunkte.

Die bei Synascidien aus ungefähr 12 Tentakeln (die oft von verschiedener Größe und dann regelmäßig alternierend sind), bei Monascidien bis über 60 Tentakeln bestehende Tentakelkrone am Eingange der Pharynxhöhle dient hauptsächlich als Schutzvorrichtung (einfache Tentakel bei den Clavellinen, Phallusien und zusammengesetzten Ascidien nach MILNE-EDWARDS); wo sie sehr blutreich und mit einer großen Oberfläche versehen sind (z. B. die verästelten Tentakel der Cynthiden und Molguliden), könnte man ihnen eine respiratorische Bedeutung zusprechen (VAN BENEDEN, 2); auch MILNE-EDWARDS (10) ist geneigt, den erigierten verästelten Anhängen die Bedeutung von akzessorischen Atemorganen zuzuschreiben.

Die Pyrosomen sind röhrenförmige Kolonien, die durch Sprossung aus den Oozoïten entstehen; die Röhre, fast von zylindrischer Gestalt, hat das verschlossene Ende abgerundet, das abgestutzte Ende ist offen und das aus demselben ausgestoßene Wasser ermöglicht eine langsame Rückstoßlokomotion der Kolonie in horizontaler Lage; es besteht auf diesem Ende ein diaphragmaartiges Gebilde, durch das die Oeffnung der Röhre stark verkleinert werden kann. Die einzelnen Tiere oder Ascidiozoïden sitzen in der gemeinschaftlichen tunicalen Substanz der Röhre radiär angeordnet, so daß ihre inspiratorischen Oeffnungen nach außen, die exspiratorischen nach innen gerichtet sind; die äußere Oberfläche ist rauh, da hier die Mundöffnungen und besonders die Mundanhänge hervorragen, während die Innenfläche der Röhre glatt ist. Zwei Drittel der Körperhöhe des Ascidiozoïds wird von der Pharynxhöhle eingenommen; von der letzteren fällt für die Kiemenregion der untere Abschnitt aus: nur die Kiemenspalten besitzen da Flimmerzellen, sonst nur noch die longitudinalen Falten der Kieme. Der Atemstrom gelangt in die zwei Peribranchialhöhlen, die distal in der verhältnismäßig kleinen Kloakenhöhle zusammenfließen. Es scheint, daß die erwähnte Lokomotionsbewegung der Kolonie keineswegs nur durch die Atemströme der Einzeltiere bewirkt wird. Tatsächlich werden an den Kolonien leichte Längskontraktionen beobachtet.

Die letzteren wurden durch synchrone Kloakenkontraktionen der Einzeltiere erklärt: werden die Mundöffnungen durch ihre Sphincteren verschlossen, so kommt bei der Kontraktion der bogenförmigen lateralen Muskelzüge der Kloakenwände eine kräftige Wasserausstoßung zustande und zugleich eine Verkürzung der Röhre (indem die sich kontrahierenden Muskeln gewisse mit ihren epidermalen Ursprüngen in Kontakt kommende Faserzüge der Tunicasubstanz anspannen); doch nach DELAGE-HÉROUARD (5) kommt eine größere Bedeutung den mit Muskelzügen versorgten paarigen Ausstülpungen der distalen Körperwand zu, die in dem Diaphragma der Röhre endigen und hauptsächlich bei den nahe an der Röhrenöffnung sitzenden Tieren entwickelt sind, bei den entfernten aber sich rückbilden. Nach SEELIGER könnte auf diese Weise sogar eine spezielle Atembewegung des Diaphragmas zustande kommen, doch wurde sie nach DELAGE-HÉROUARD bisher nicht gesehen.

Ueber die Art, wie die synchrone Tätigkeit sämtlicher Einzeltiere der Kolonie zustande kommt, sind ebenfalls bisher die Akten nicht geschlossen: die Faserzüge der Tunica, die man als Nervenorgane oder Muskeln zu deuten geneigt war, sind nach DELAGE-HÉROUARD nur passive Einrichtungen, die allerdings doch eine gewisse Verbindung zwischen den Koloniegliedern bilden und vielleicht die mechanische Erschütterung von einem Individuum zu den benachbarten und sogar entfernten verbreiten können.

Eine gewisse Regulation des Atem- (und Nahrungs- sowie Lokomotions-)

Stromes der Pyrosomenkolonie könnte durch die Aenderungen der Weite der Diaphragmaöffnung erfolgen, doch fehlen noch nähere Untersuchungen darüber.

Bei den Synascidien sind die durch Sprossung angehäuften Ascidiozoïden der massiven Kolonie gewöhnlich mit ihren Kloakenmündungen gruppenweise in den gemeinschaftlichen Kloaken verbunden. Es mündet die Kloake eines Individuums entweder direkt in die gemeinschaftliche Kloake (sogenannte einfache oder direkte Systeme oder Cönobien: zirkuläre, sternförmige, elliptische, zackige Kolonien) oder indirekt vermittelst verschieden langer und zusammengesetzter Kanäle (sogenannte indirekte oder zusammengesetzte Kolonien von bizyklischer, lappenförmiger oder ganz unregelmäßiger Gestalt, Delage-Hérouard, 5). Die Mundöffnungen münden immer isoliert an der Oberfläche der Einzelindividuen.

Unter den Polycliniden kommen vielfach eigenartige Fortsätze des dorsalen Randes der individuellen Kloake vor, die sämtliche Schichten des Körpers und besonders Muskelzüge enthalten; sie sind in der tunicalen Substanz in der Richtung der gemeinschaftlichen Kloake gelegen, deren Höhlung sie klaffend erhalten sollen (Delage-Hérouard, 5). Die in diesen Fortsätzen enthaltenen Muskeln entstammen der longitudinalen Körpermuskulatur; außerdem findet man zirkuläre Muskeln, besonders als Sphincteren entwickelt; auch die verhältnismäßig kleine Kieme besitzt (transversal angeordnete) Muskulatur. Bei dem abyssalen *Pharyngodictyon* ist die Kieme rudimentär (ohne Kiemenfalten, Herdman, 6, s. *Octacnemus* p. 587; auch bei Monascidien wurde ähnliches wiederholt beschrieben).

Bei den einfacher organisierten Didemniden werden (bei Didemninen) tunicale mit Retraktoren versehene Fortsätze der Ascidiozoïden angeführt, denen ein gewisser Anteil bei der Regulation des Körperstromes zukommen könnte. Bei einigen Distominen münden die Kloaken isoliert an der Oberfläche der Kolonie.

Auch bei den Botrylliden befinden sich die oben erwähnten kloakalen Fortsätze in der gemeinschaftlichen Kloake. Die ampullenartigen Erweiterungen an den Ausläufern des Marginalgefäßes, welche ganz nahe an die Oberfläche vorgerückt sind, werden von einigen Autoren (z. B. Bancroft) als akzessorische Atemorgane gedeutet.

Bei den Claveliniden sind die Einzeltiere voneinander isoliert.

Die Monascidien, von denen sich als Typus *Ascidia* oder *Ciona* anführen läßt, bilden keine Kolonien mehr, es sei denn, daß mehrere Larven sich an der Hülle anderer Individuen festheften und weiterentwickeln.

Literatur.

Tunicaten.

1. **Baglioni, S.,** *Physiologie des Nervensystems. Dieses Handbuch, Bd. 4 (1910), p. 138.*
2. **Van Beneden,** *Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mém. de l'Acad. R. Bruxelles, T. 20 (1847), p. 25.*
3. **Bethe, A.,** *Wirbellose Tiere. Handb. d. physiol. Methodik (Tigerstedt), Bd. 1, Abt. 2 (1908), p. 110.*
4. **Carus, C. G.,** *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Seescheiden (Ascidiae). Meckels Deutsch. Arch. f. d. Physiol., Bd. 2 (1816), p. 569.*
5. **Delage, Y., et Hérouard, E.,** *Traité de zoologie concrète. T. 8. Les Procordés, Paris 1898, p. 132.*
6. **Herdman, W. A.,** *Ascidians and Amphioxus. Cambridge Natural Hist., Vol. 7, p. 36—97.*
7. **Jordan, H.,** *Ueber reflexarme Tiere. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des zentralen Nervensystems etc. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1908), p. 98.*
8. **Loeb, J.,** *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere, I. u. II, Würzburg 1891, 1892.*
9. **Lohmann, H.,** *Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meere. Verhandl. d. Deut. Zool. Ges. 19. Vers., 1909, p. 200.*

10. ***Milne-Edwards, H.***, *Mémoire sur les Ascidies composées. Mém. de l'Ac. des Sc., T. 18 (1891), p. 229.*
11. — *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris 1857, p. 17.*
12. ***Müller, J.***, *in Müllers Arch. f. Physiol., 1845, Note p. 520.*
12a. ***Polimanti, O.***, *Beiträge zur Physiologie des Nervensystems und der Bewegung bei den niederen Tieren. II. Ciona intestinalis. Arch. f. Physiol. (1912), Suppl.-Bd. 39.*
13. ***Selys et Longchamps***, *Étude de la branchie chez Ascidiella scabroides. Arch. de Biol., T. 16 (1899), p. 160.*
14. ***Sheldon, L.***, *Note on the ciliated pit of ascidians and its relation to the nerve-ganglion and so-called hypophysial gland, and an account of the anatomy of Cynthia rustica. Quart. Journ. micr. Sc., (2) Vol. 28 (1887), p. 131.*
15. ***Williams, T.***, *On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. Arch. and Mag. of Nat. Hist., II. S., Vol. 14 (1854), p. 42.*

XII. Acrania.

Branchiostoma lanceolatum Yarr. (*Amphioxus*) lebt gewöhnlich in einer Tiefe von 2—3 m im Sande annähernd vertikal eingebohrt, so daß (nach Dohrn) nur das Kopfende hervorragt, an dem durch die Flimmerbewegung und das Spiel der Cirren ein Nahrungs- und zugleich Atmungsstrom in den Mund hinein erzeugt wird; dies haben fast sämtliche früheren und späteren Beobachter angegeben (S. Müller, Nässlin, Rohon, Willey, Nagel, Parker nach Polimanti, 5, Delage und Hérouard, 2), nur Yarrel (und zuerst auch Steiner und Krause, die aber später ihre Meinung geändert haben) glaubt, daß es das Schwanzende ist, welches gewöhnlich aus dem Sande hervorragt. (Zuweilen können allerdings beide Enden draußen bleiben.) Nach W. Müller, Rice, Rohon (s. Polimanti, 5) ist *Amphioxus* ein Nachttier, das bei Tage völlig eingegraben zu sein pflegt, aber in der Nacht sehr rege umherschwimmen kann.

Durch die immer offene Mundöffnung, welche durch die am Rande angebrachten tentakelartigen Cirren (12—15 Paare) geschützt wird, indem sich dieselben zur Mundöffnung hinneigen und zu einem Gittergebilde überkreuzen können, dringt ein kontinuierlicher Strom in die Mundhöhle; der Pharynx ist als Respirationsorgan vielleicht von größerer Bedeutung als im Dienste der Ernährung (Herdmann, 3): er ist als langer Kiemensack von vielen Kiemenspalten durchbohrt (die Anzahl derselben beträgt in einem gewissen Larvenstadium 7—9, aber mit dem Wachstum vermehren sie sich auf mehr als hundert; die Kiemenspalten sind fast dorsoventral, im zusammengezogenen Stadium von oben-vorne nach unten-hinten gerichtet). Durch die Kiemenspalten dringt der gewöhnlich ununterbrochene rege Atemstrom in die Peribranchialhöhle (Atrium), und von da distal und ventral durch das median gelegene Spiraculum (Abdominalporus, Atrialöffnung, Exspirationsöffnung) nach außen; ursprünglich führen die Kiemenspalten direkt nach außen, werden aber dann von der ektodermalen Wucherung der Atriumwand umhüllt.

Der Wasserstrom wird einerseits durch die Flimmertätigkeit des starken Cilienbesatzes der Kiemenspalten (an ihrer größeren pharyngealen, entodermalen Fläche) erhalten, andererseits kommt auch die Flimmerbewegung an der inneren Fläche der Cirren und an der Mundhöhlenfläche in Betracht: die Cilien sind in der Mundhöhle, besonders distal in der Nachbarschaft des Velums (s. weiter) ausgebildet, sowohl

was ihre Länge als auch was ihre Dichte betrifft, so daß man dieses Gebiet, welches auch makroskopisch sich deutlich — während der Flimmerung — von der übrigen Mundhöhlenfläche absetzt, als „Rotationsorgan" zu bezeichnen pflegt. Die von einigen Autoren ausgesprochene Ansicht, daß die Kiemenbogenmuskeln dem Pharynx spezielle „Respirationsbewegungen" mitteilen, weisen DELAGE und HÉROUARD zurück, weil sich aus der Anordnung dieser Muskeln die angebliche Wirkung derselben nicht ableiten lassen würde. HERDMANN schreibt den transversalen Muskelzügen (die neben den Myotomen vorkommen) die Fähigkeit zu, die Peribranchialhöhle zu komprimieren und so die Entleerung ihres Inhaltes zu fördern, doch wird nicht angegeben, ob diese Tätigkeit regelmäßig rhythmisch oder nur gelegentlich (bei Entfernung reizender Partikel oder dergleichen) zustande kommt. Auch PAGENSTECHER (4) führt angeblich der Atemtätigkeit dienende Muskelkontraktionen an (s. auch weiter). P. BERT (1) hat die zeitweise vorkommenden plötzlichen Kontraktionen der Bauchmuskulatur für Exspirationen erklärt.

Das sogenannte „Velum" — eine eigentlich zur Mundhöhle gehörige Membran, die rundum die buccopharyngeale Oeffnung einnimmt und deren freier zerschlitzter Rand in der Norm trichterartig gegen den Pharynx gerichtet ist — bleibt während der normalen Stromerzeugung in dieser Ruhestellung, um bei gewissen Reizwirkungen heftig emporzufahren und die reizenden Partikel auszuwerfen. Diese Erscheinung hat wahrscheinlich die (z. B. von HERDMANN angeführte) Umkehr der Stromrichtung vorgetäuscht. Die Nahrungsteilchen werden durch die Flimmertätigkeit der beiden peripharyngealen Flimmerbögen längs der Epipharyngealrinne zur Cardia abgelenkt. — PAGENSTECHER läßt dieses Gebilde eine Art von „Schluckbewegungen" ausführen; außerdem „hat die Ueberdachung der Atemkammer ihren Anteil an den Ring- und Längsmuskeln des Bauches, deren Funktion am Porus als eine rhythmische Atembewegung sich erkennen läßt".

Literatur.

12. Acrania.

1. **Bert, P.**, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. Paris 1870, p. 214.*
2. **Delage, Y.** et **Hérouard, E.**, *Traité de zoologie concrète. T. 8, Les procordés, Paris 1898, p. 68.*
3. **Herdmann, W. A.**, *Cephalochordata. Cambr. Nat. History, Vol. 7, p. 112.*
4. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin 1880, p. 225.*
5. **Polimanti, O.**, *Beiträge zur Physiologie des Nervensystems und der Bewegungen bei den niederen Tieren. I. Branchiostoma lanceolatum (Amphioxus). Arch. f. Physiol. (1910), p. 129. (Daselbst siehe auch die übrige Literatur.)*

XIII. Cyclostomata (Marsipobranchia).

Bei *Bdellostoma* kommen 6—7 bis sogar (*B.* s. *Polytrema stouti*) 14 Paare selbständiger äußerer Kiemenöffnungen vor, welche in ebenso viele Kiemengänge führen, die direkt in die Pharynxhöhle münden. Bei den übrigen treten getrennte äußere und innere Kiemenmündungen nur vorübergehend in der Entwicklung auf, bei *Myxine* (gewöhnlich 6) verbinden sich die äußeren Teile der Kiemengänge nach verschieden langem Verlaufe schief nach hinten und außen jederseits, um durch ein gemeinschaftliches Kiemenloch nach außen ventral hinter dem Kopfe zu

münden (außerdem mündet hier auch der Ductus oesophageocutaneus, auch bei *Bdellostoma*); bei *Petromyzon* aber fließen die inneren Teile der Kiemengängepaare in einem unter dem Schlundrohre liegenden unpaaren Sammelkanal zusammen, welcher erst in die Mundhöhle mündet. Die Kiemenblättchen sind nur in einer sackartigen Erweiterung jedes Kiemenganges entwickelt, in dem sogenannten Kiemenbeutel. — Die Mundöffnung liegt annähernd terminal (*Myxine*) oder geht in einen präoralen (buccalen, Saug-) Abschnitt über (*Petromyzon*).

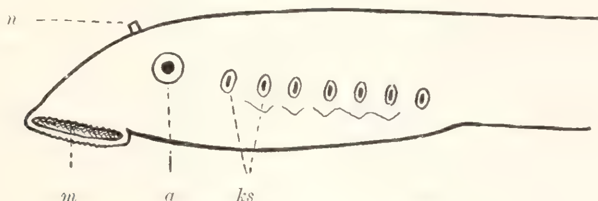


Fig. 94. Kopf von *Petromyzon Planeri* (Bachneunauge) (aus ZIEGLER, Zool. Wörterbuch, 2. Aufl.). *m* Mund, *a* Auge, *ks* sieben Kiemenspalten, *n* unpaare Nase.

Unter den älteren Beobachtern hat HOME (9) angegeben, daß „in der Lamprete und Pricke das Wasser auf jeder Seite durch 7 Oeffnungen in die Kiemensäcke und durch dieselben Oeffnungen wieder hervortritt; ein Teil des Wassers tritt in die mittlere Röhre“ (= Sammelkanal) „und aus dieser entweder in die übrigen Säcke oder aus ihrem oberen Ende in die Speiseröhre; nach der gewöhnlichen Meinung wird das Wasser durch das Nasenloch ausgestoßen — diese ist indessen unbegründet, da dieses mit der Mundhöhle gar nicht in Verbindung steht“.

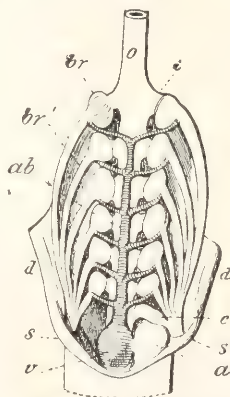


Fig. 95. Kiemenapparat von *Myxine glutinosa* nach J. MÜLLER. *o* Oesophagus, *br* Kiemensäcke (die Richtung der Kiemenplättchen ist durch Striche angedeutet), *i* zuführender, *br'* abführender Kiemenkanal, *ab* Kiemenarterie mit Kiemenbögen, *d* abpräparierte Haut, *s* Mündung der Kiemenkanäle und des *c* Ductus oesophageocutaneus, eines die Haut und den Oesophagus verbindenden Kanales der linken Seite, *a* Atrium, *v* Ventriculus cordis.

Tatsächlich entsendet der von der dorsal in der Mittellinie des Kopfes liegenden unpaaren Nasenöffnung ventral ausgedehnte Nasensack bei *Petromyzon* nur einen blinden Ausläufer in die Decke der Mundhöhle; doch wird bei *Myxine* der Gaumen durchbohrt und so eine innere Nasenöffnung hergestellt (s. weiter).

Ueber die Ventilationsvorrichtung berichtet HOME, daß „die Schnellkraft der Brusthöhlenknorpel dem Wasser den Eintritt erlaubt; ausgestoßen wird es durch die Muskeln, welche diese Knorpel und den Herzbeutel vorwärts ziehen. In der *Myxine* tritt das Wasser vermöge der Schnellkraft der beiden Röhren in die Säcke ein, durch den Druck der äußeren Muskeln aus ihnen in die Speiseröhre, von welcher es durch die an ihrem unteren Ende befindliche Oeffnung ausgestoßen wird. BLOCH irrt, indem er annimmt, daß es durch das

Mantelloch ausgeworfen werde.“ Auch CARUS (3) wendet sich gegen die Meinung, daß das Nasenloch zur Atemventilation diene. Die außerordentliche Biegsamkeit und Beweglichkeit des Knorpelgerüstes soll das Füllen und Entleeren der Kiemensäcke fördern (s. auch MAYER, 11). — MILNE EDWARDS (12) hat den Sammelkanal von *Petromyzon* für ein „tube inspirateur“ gehalten, wie denn auch die Verbindung der äußeren Kiemengänge bei *Myxine* für „tubes expirateurs“. P. BERT (1) aber berichtet, daß bei „lamproie“ das Wasser abwechselnd durch die Kiemenlöcher eingesaugt und ausgetrieben wird; Fremdkörperchen können auch durch die anderseitigen Löcher ausgestoßen werden, außerdem wird ein Wasserstrom aus dem Nasenloch hervorgestoßen, bis auf eine Entfernung von 5—6 cm, wenn man den Kopf schonend über die Wasseroberfläche erhebt (er zitiert RONDELET 1558 und DUMÉRIL 1807). Höchst selten dringt das Wasser zugleich durch den Mund und die Kiemenlöcher ein.

PAGENSTECHER (13) resümiert den Stand der Ansichten über die Atemmechanik der Cyclostomen folgendermaßen. Bei *Myxine* wird bei Kontraktion der inneren Kiemengänge und des Ductus oesophageocutaneus der Transport der Nahrung in die Cardia, bei Verschluß der letzteren Atemströmung ermöglicht; nach J. MÜLLER inspirieren die Tiere durch äußere Kiemenöffnungen, der Ductus soll als Ausgangsöffnung dienen, was besonders für das regelmäßige Atmen gelten soll (OWEN aber hält ihn für einen Inspirationskanal); doch können auch Expansionen und Kontraktionen der Kiemenbeutel allein die Atemströmung unterhalten. Die Exspiration ist schneller, unter Umständen kommt eine plötzliche vollständige Ausstoßung des Atemwassers vor. Dem Munde und dem Nasengange kommt kaum irgendwelche größere respiratorische Funktion zu, wegen der proximalen Schlundverengerung; der Mund und der Nasengang kann in den Fischkörper, auf welchem *Myxine* schmarotzt, eingebohrt sein, während die hintenständigen Atemlöcher die Kiemendurchströmung besorgen. CUNNINGHAM (5) berichtet aber später über einen beständigen Atemstrom des im Schlamme eingegrabenen Tieres, welcher durch den Nasengang führt.

Bei *Petromyzon* sollen sich dem Austritt des Atemwassers aus dem Sammelkanal in die Mundhöhle zwei kleine Klappen entgegensetzen. Der Vorderrand jedes äußeren Kiemenloches ist bei *P. marinus* klappenartig nach hinten vorgezogen (ein Kiemendeckel im kleinen); ein Paar Kiemenfalten der hinteren Wand können sich mehr oder weniger dicht an diesen Deckel anlegen und so die Spalte schließen, oder, sie zu einem engen Röhrchen einengend, dem ausgetriebenen Wasserstrom große Kraft und bestimmte Richtung geben.

Junge *Petromyzon fluviatilis* (10 cm) hat COUVREUR (4) untersucht. Die Atembewegungen sollen da nur in gewissen Zeitabschnitten erscheinen, wobei sich vollkommen gleichzeitig die Kiemenhöhle erweitert oder kontrahiert und der Lungenkolben nach vorn oder nach hinten bewegt (bei genauer Untersuchung sieht man die plötzliche Kontraktion der Branchialsäcke unmittelbar nach der etwas langsameren Rückbewegung der Zunge). Beim normalen nicht angehefteten Tiere beschreibt er die Inspiration folgendermaßen: der Zungenkolben rückt nach vorne, die Kiemenregion wird erweitert, die äußeren Kiemenlöcher sind (nach der Erschlaffung der Schließmuskeln) und die innere Mündung des Sammelkanals (durch die Vorwärtsbewegung der Zunge) offen; das Wasser dringt in die

Kiemenbeutel von beiden Seiten ein. Die Exspiration besteht aus Rückbewegung des Zungenkolbens, Verengerung der Kiemenregion, schwacher Kontraktion der Sphincteren der äußeren Kiemenlöcher, Verschließung der Mündung des Sammelkanals (durch den Zungenkolben): das Atemwasser dringt vorwiegend aus den Kiemenbeuteln durch äußere Kiemenlöcher hervor. Die zeitweiligen „Exspirationsströme“ aus dem Munde (Rondelet, Duméril) sollen keine Beziehung zur Atmung besitzen; es handelt sich um Wasserentleerung aus dem Oesophagus. — Der Autor legt Gewicht auf die Zusammendrückung des Atemwassers in die Kiemenbeutel vor seinem Eindringen (s. bei den Fischen). — Das angeheftete Tier atmet ausschließlich durch die äußeren Kiemenlöcher (Duméril, Vogt). (Duméril hat dasselbe für das freie Schwimmen behauptet, was Couvreur bestreitet.) Die Exspiration ist aktiv, die Inspiration passiv; der Austritt des Wassers ist energischer als der Eintritt. — In 1 Minute kommen etwa 80, beim gereizten Tiere sogar 100 Atembewegungen vor. Oft sind aber lange Pausen vorhanden. — (Wiedersheim (14) gibt an, daß bei *Petromyzon* der Wasserwechsel immer durch die Kiemenlöcher erfolgt, nur selten durch den Mund. Auch die Nase soll bei jeder Inspiration Wasser einziehen und bei der Exspiration ausstoßen. Große Exemplare von *P. marinus* spritzen das Wasser 5 cm weit.)

Nach Dawson (5) erfolgt die Inspiration des angehefteten Tieres (*Lampreta*) nicht nur durch Erweiterung der Kiemensäcke mittels der elastischen knorpeligen Kiemenspangen, sondern (? Ref.) auch durch Erweiterung des Nasenblindsackes mittels der benachbarten Kiementaschen; das Wasser tritt durch Kiemenlöcher und Nase ein und bei der Exspiration wieder aus, wobei sich einerseits die Kiemensackkompressoren und der muskulöse Mantel, andererseits die Kiementaschen selbst, indem sie den Nasenblindsack gegen die Chorda pressen, betätigen. Während der In- und Exspiration bleiben die äußeren Kiemenöffnungen annähernd kreisrund und die Klappen an ihnen schlagen frei hin und her. Will sich also das Tier loslösen, so werden die äußeren Kiemenöffnungen zunächst geschlossen (indem an jeder durch Muskelkontraktion der Knorpelring, an dem die beiden Klappen sitzen, in dorso-ventraler Richtung gestreckt, dadurch der freie Rand der äußeren Klappe straff gezogen und gleichzeitig die innere Klappe gegen die letztere gedrückt wird); dann wird ein Strom von den Kiemensäcken nach vorn durch den Wasserkanal und Pharynx geschickt, und so das zur Fixierung notwendige, durch Pumpen mit der Zunge hergestellte Vacuum aufgehoben. Bei Beförderung der Nahrung (durch Pumpen mit der Zunge in den Pharynx und durch Kontraktion von hier in den Oesophagus) wird der Wasserkanal durch die Velarklappen und zwei kieferartig fungierende Vorsprünge gesichert.

Wir haben bei *Petromyzon Planeri* bei der sorgfältigsten Versuchsanordnung den Atemstrom ausschließlich von der Mundöffnung durch die Kiemenspalten nach außen verlaufen sehen.

Für die Myxinoiden gibt Bridge (2) an, daß der Inspirationsstrom durch den Nasenpituitarkanal in den Pharynx führt und weiter in die Kiemenbeutel, von wo nach außen exspiriert wird.

P. Bert (1) gibt bei „lamproie marine“ folgende Zahlen für den Atemrhythmus (in 1 Minute) an: 70 beim ruhigen, 100 beim

unruhigen fixierten, 120 beim freischwimmenden Tiere; „lamproie fluviatile“ 54, s. oben COUVREUR.

KULJABKO (10) hat eine graphische Registrierung der (Herz- und) Atembewegungen an abgetrennten Köpfen von *Petromyzon fluviatilis* vorgenommen, indem er eine künstliche Zirkulation (LOCKES Flüssigkeit) verwendete; es ist ihm gelungen, auch den durch längere Zeit eingestellten Atemrhythmus wieder auszulösen und sogar über 3 Stunden lang zu unterhalten. Gleich nach der Abtrennung des Kopfes sollen an demselben dyspnoische und sehr unregelmäßige Atembewegungen erscheinen, die nach einiger Zeit aufhören; wenn man nun mit künstlicher Durchspülung beginnt, so werden nach einigen Sekunden die Atemexkursionen kleiner und ganz regelmäßig. Wird der Flüssigkeitsstrom unterbrochen, so beginnt in 3—4 Sekunden die krampfartige Atmung wieder usw.; am Anfange der Durchspülung werden hie und da spontane krampfartige Bewegungen wahrgenommen, die aber immer seltener werden und endlich verschwinden, aber durch elektrische Reizung der Haut oder des Gehirns sich auslösen lassen. Allmählich aber verkleinern sich die Atemzüge, die Beseitigung der dyspnoischen Respirationen gelingt immer später, bis die spontane Atmung überhaupt aufhört; durch Unterbrechung der Durchspülung werden nicht mehr rhythmische koordinierte Atembewegungen, sondern nur isolierte Muskelzuckungen hervorgebracht. — Die Rückkehr des Atemrhythmus nach der Atemeinstellung läßt sich immer schwerer erzielen, je längere Zeit verflossen ist; im Sommer gelingt dies oft schon nach 10—15 Minuten nicht mehr.

Wir haben bei den kleineren Bachneunaugen (*Petromyzon Planeri*) den Atemrhythmus beobachtet, wenn sich das ruhige Tier in einer Glasröhre befand, durch welche ein Wasserstrom in der Richtung vom Kopfe zum Schwanze hindurch geleitet wurde. Bald nachdem das Tier in die Röhre gelegt wurde, war der Atemrhythmus beschleunigt, um allmählich bei mäßiger Durchleitung von sauerstoffhaltigem Wasser abzunehmen (z. B. von etwa 170 auf 140). Wenige Sekunden nach dem Beginne der Durchströmung von sauerstoffarmem (gut ausgekochtem) Wasser stieg aber der Atemrhythmus mächtig an (z. B. auf 190 bis 220); wurde dieser Strom eingestellt, so begann sehr bald die Zahl der Atembewegungen zu sinken, das Tier wurde unruhig, in 2—3 Minuten erschienen nebst Lokomotionsbewegungen krampfartige Zusammenziehungen des ganzen Körpers, die Atembewegungen wurden ganz unregelmäßig und sehr selten; in durchlüftetem Wasserstrom zählten wir sehr bald etwa 190, 170, ja 140 Atembewegungen in 1 Minute. Das außerordentlich rasche Ansteigen des Atemrhythmus in sauerstoffarmem und Abnehmen in sauerstoffreichem Medium, das man auch z. B. schon in 2 Minuten-Intervallen ganz regelmäßig hervorrufen konnte, legte den Gedanken nahe, daß diese Regulation reflektorisch zustande gebracht wird. Leider sind uns die Tiere bald zugrunde gegangen, zwei davon sogar schon während eines Versuches in kurzdauerndem Sauerstoffmangel.

Die Embryonen von *Petromyzon* schlüpfen als *Ammocoetes*-Larven aus; es wird da durch die Flimmertätigkeit ein Atemstrom erhalten (s. BRIDGE, 1). WIEDERSHEIM (14) gibt an, daß sie denselben Atmungsmechanismus zeigen, wie die übrigen Fische.

GASKELL (7, 8) hat sehr interessante phylogenetische Studien über das Zentral-

nervensystem und insbesondere auch die Kopf- und Atemnerven auf Grund seiner *Ammocoetes*-Forschungen veröffentlicht, auf die wir an dieser Stelle nur hinweisen können.

Literatur.

13. Cyclostomata.

1. **Bert, P.**, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. Paris 1870, p. 217.*
2. **Bridge, T. W.**, *Fishes in Cambridge Natural History, Vol. 7. p. 147, 279, 288.*
3. **Carus, C. G.**, *Ueber einige Eigentümlichkeiten im Bau der Lamprete (Petromyzon marinus). Meckels Deutsch. Arch. f. Physiol., Bd. 2 (1816).*
4. **Couvreur, E.**, *Études sur la respiration des poissons. Mécanisme respiratoire chez les Cyclostomes. Ann. de la Soc. Linn. de Lyon 1897, N. S, T. 44, p. 105.*
5. **Cunningham, J. T.**, *On the structure and development of the reproductive elements in Myxine glutinosa. Quart. Jour. Micr. Sc. (2), Vol. 27, p. 49. (Nach Neap. Jhb. 1888.)*
6. **Dawson, J.**, *The breathing and feeding mechanism of the lampreys. Biol. Bull. Woods Holl, Vol. 9, p. 1, 91. (Nach Neap. Jhb. 1905.)*
7. **Gaskell, W. H.**, *On the origin of vertebrates deduced from the study of Ammocoetes. J. of Anat. and Physiol., Vol. 32 (1898), p. 513.*
8. — *On the meaning of the cranial nerves. Brain, Vol. 22 (1899), p. 339.*
9. **Home, F.**, *Ref. „über den Bau der Atmungswerkzeuge in Tieren, welche zwischen den Fischen und Würmern zu stehen scheinen“ etc. Philos. Transactions, 1815, in Meckels Deutsch. Arch. f. Physiol., Bd. 2 (1816).*
10. **Kuljabko, A.**, *Quelques expériences sur la survie prolongée de la tête isolée des poissons. Arch. internat. de physiol., T. 4 (1907), p. 437.*
11. **Mayer**, *Analecten für vergleichende Anatomie, 1835.*
12. **Milne Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2 (1857).*
13. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin 1880, p. 225.*
14. **Wiedersheim, R.**, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1902, p. 397.*

XIV. Fische.

Allgemeiner Teil.

Die Kiemenatmungsbewegungen.

Bei den den Gaswechsel verrichtenden Kiemenflächen (s. dieses Handbuch, Bd. 1, 2. Hälfte, p. 136) der Fische wird die Erneuerung des Atemwassers durch Einführung immer neuer Wassermengen aus dem umgebenden Medium bewirkt, indem ein stoßweise verlaufender Atemstrom in der Richtung von der Mundöffnung nach den äußeren Kiemenöffnungen erhalten wird. Es wird also im Gegensatz zu den luftatmenden Wirbeltieren ein gesonderter Weg für die Ein- und Ausatmung vorgefunden, wodurch ein vollständiger Wechsel des Atemmediums über den Atemflächen bewirkt wird.

Anatomische Vorbemerkungen.

Bei den Knorpelfischen münden die äußeren Kiemenspalten durch breite Hautbrücken getrennt selbständig in das äußere Medium. Die oft verkümmerte erste oder mandibulohyoidale Spalte — Spiraculum, Spritzloch — dient bei manchen Selachiern als röhrenartige Kommunikation zwischen der Mundhöhle und dem äußeren Medium (s. den spez. Teil) und kann eine Pseudobranchie aufweisen. Aus der Mundhöhle führen weite innere Kiemenöffnungen in die gleiche Anzahl von selbständigen Kiemengängen oder Kiemenhöhlen, die wiederum selbständige äußere Kiemenspalten besitzen; es kommen gewöhnlich

5, bei *Notidanus griseus* und *Chlamydoselachus* 6, bei *N. cinereus* 7 Kiemengänge vor (BRIDGE, 35), in denen mit Ausnahme des letzten Kiemenbogens beiderseits Kiemenlamellen entwickelt sind. Man spricht da auch von Elasmobranchien oder „bedeckten" Kiemen, in dem Sinne, daß sie durch Hautbrücken verdeckt sind. Eigentliche Kiemendeckel (Opercula) sind nicht ausgebildet, nur bei *Chlamydoselachus* sind die äußereren Teile der Interbranchialsepta nach hinten faltenartig ausgezogen und stellen gleichsam Reihen von kleinen Kiemendeckeln vor; bei den Holocephalen, wo vier Kiemenspalten vorkommen, wächst die äußere Fläche des Hyoidbogens distalwärts als zarte Hautfalte über die Kiemenlöcher aus, so daß äußerlich anscheinend nur eine „Kiemendeckelspalte" jederseits vorhanden ist.

Bei den Knochenfischen findet man eine einheitliche Kiemenhöhle, welche nebstdem, da die inneren Kiemenöffnungen sehr weit sind (s. aber die Muräniden weiter unten und im spez. Teile), gewöhnlich vollends mit der Mundhöhle verschmilzt (über die großen Unterschiede in der Größe der Kiemenhöhle siehe ausführlich schon bei MILNE-EDWARDS (123), p. 217, sowie weiter insbesondere BAGLIONI). An den äußeren Kiemenöffnungen fehlen die Hautbrücken vollständig; die beiden Kiemenblättchenreihen jedes der vier Kiemenbogen rücken dicht aneinander, wodurch sogenannte „Kamm"-Kiemen entstehen (solche sind aber auch schon bei den Holocephalen, s. kurz vorher, entwickelt, wohl in Korrelation mit dem Kiemendeckel). Die Kammkiemen sind durch den beweglichen Opercularapparat geschützt, der die äußere Wand der Mundkiemenhöhle bildet. Es handelt sich um eine vom Hyoidbogen ausgehende, mit eingelagerten Knochenplatten und Knorpelstäbchen versehene Hautfalte, welche gewöhnlich distalwärts nur eine bogenförmige Spalte offen läßt (je nachdem und wie weit der Rand des Operculums oben und unten mit dem Körper verwächst, ändert sich die Lage und Weite dieser Kiemendeckelspalte, s. im spez. Teil).

Wir können an dieser Stelle nicht auf die Schilderung der morphologischen Verhältnisse der Mund- und Kiemenhöhle ausführlich eingehen; man findet die für die Atemmechanik wichtigsten Angaben z. B. schon bei MILNE-EDWARDS (123) und in neuerer Zeit insbesondere bei BORCEA (31) und BAGLIONI (19). MILNE-EDWARDS schenkt insbesondere dem komplizierten Hyoidapparate und seinen Modifikationen bei den verschiedenen Fischen Aufmerksamkeit. BAGLIONI hat auf Grund der anatomischen Untersuchungen BORCEAS uud eigenen Beobachtungen die hohe Wichtigkeit des anderen Teiles des Opercularapparates, der sogenannten Branchiostegalmembran, hervorgehoben; er schlägt vor, von einem „Branchiostegalapparate" zu sprechen, in Anbetracht des gewöhnlich sehr komplizierten Baues (aus Knochen, Muskeln usw.) dieser Vorrichtung. Schon MILNE-EDWARDS hat auf diesen Apparat großes Gewicht gelegt, nach dem Beispiel der alten Forscher (DUVERNEY, FLOURENS). Aber spätere Untersuchungen, die vorwiegend an Süßwasserfischen mit gering entwickeltem Branchiostegalapparat angestellt wurden, haben die Bedeutung des letzteren in den Hintergrund geschoben.

Der Branchiostegalapparat (Fig. 96) besteht aus 5—7 rippenförmigen Branchiostegalstrahlen, deren mediales Ende mit den Abschnitten des Zungenbeinbogens gelenkig verbunden ist, während das kaudale Ende in das Bindegewebe der Membrana branchiostega frei endet. Zwei antagonistisch wirkende Muskelgruppen setzen sich an diese Knochenstrahlen an: die Extensores verbinden die medialen unteren Abschnitte derselben mit dem Zungenbeinbogen oder untereinander, und bewirken, indem sie die Membran nach hinten-unten und einwärts ziehen, inspiratorische Erweiterung der Kiemenhöhle in der kaudalen Richtung, wobei die

freien Ränder der Membran dicht dem Körper anliegen; die Flexores verbinden fächerförmig die einzelnen Strahlen mit dem Kiemendeckel und ziehen als Exspiratoren die Membran nach vorn, oben und seitwärts, wodurch die Kiemenhöhle verengt wird, gewöhnlich unter gleichzeitiger Abhebung der freien Ränder der Membran vom Körper. Nach Borcea sind die inspiratorisch tätigen Abduktoren der Membran im umgekehrten Verhältnis zur Entwicklung der Operculummuskulatur ausgebildet, um so besser, je größer die Bedeutung der Branchiostegalmembran für die Inspiration ist. Bei *Cyprinus carpio, Carassius vulgaris, Barbus fluviatilis,* an welchen die Mehrzahl der physiologischen Untersuchungen angestellt wurde, läßt sich nach Borcea nur die Exspirationsmuskulatur sicherstellen. Grundlegende Untersuchungen über die Atemmuskulatur der Fische hat — nach Cuvier (45), Agassiz und Stannius (176) — insbesondere Vetter (190) angestellt; s. auch Fürbringer (70). Neuerdings hat Deganello (50, 51) die anatomischen Verhältnisse der Atemapparate bei

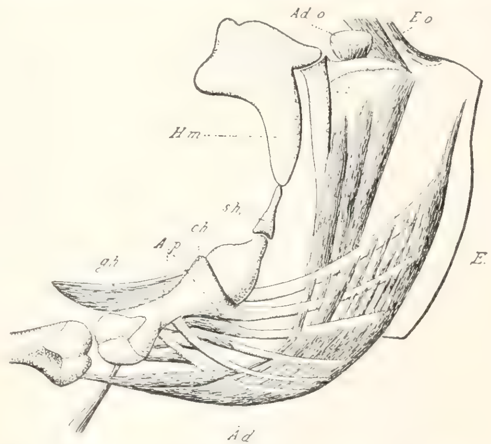


Fig. 96. Der Branchiostegalapparat von *Trachinus radiatus,* von innen gesehen (nach Borcea, 31). *Hm* hyomandibulare, *st* stylohyale, *ch* ceratohyale (die zusammen mit den übrigen Knochen den Zungenbeinbogen bilden). *Ado* adductor operculi, *Eo* levator operculi, *E* levatores der Branchiostegalstrahlen (flexores des Branchiostegalapparates = exspiratores). *Ap* extensores proximales, *Ad* extensores distales der Branchiostegalstrahlen, die den vorangehenden antagonistisch wirken (inspiratores), *gh* geniohyoideus.

Telestes muticellus und *Barbus fluviatilis* untersucht (Fig. 97, 98), wo allerdings der Branchiostegalapparat in den Hintergrund tritt. Er teilt die bezüglichen Visceralmuskeln ein in: 1) diejenigen, die zur Bewegung des Unterkiefers und des Operculums dienen — sie werden vom V. und VII. Hirnnervenpaar versorgt, nur der M. sternohyoideus vom Ramus ant. der zwei ersten Rückenmarksnerven; 2) Muskeln, zur Bewegung der Kiemenbogen bestimmt — vom IX. und X. Hirnnervenpaar versorgt, nur der M. hyohyoideus von einem Zweige des VII. Paares. — Die Herabziehung des Unterkiefers (Oeffnung des Maules) vollführt der M. sternohyoideus; der M. adductor mandibulae, aus drei Teilen bestehend, zieht den Unterkiefer nach oben, den Oberkiefer und Zwischenkiefer etwas nach unten und hinten und adduziert den Unterkiefer, bewirkt also die Schließung des Mundes; nebenbei aber bewirkt der letztere Muskel durch gewisse schräge Fasern auch die Bewegung des Unterkiefers nach vorn und hinten, wozu speziell noch der M. geniohyoideus dient: dieser zieht nach dem Autor den Unterkiefer zurück, aber bei Fixierung des Unterkiefers durch den M. adductor mand. zieht er den ventralen Anteil des Zungenbogens und des ganzen Kiemengewölbes und die Zunge nach vorn, wodurch die Kiemenspalte von unten aus erweitert wird: s. aber weiter Holmquist. Die Abduktion des Kiemendeckels (Oeffnung der Kiemendeckelspalte) wird durch den M. dilatator operculi vollführt, die Adduktion (Schließung der Kiemendeckelspalte) durch den M. adductor operculi, M. levator operculi (zugleich Hebung!), M. adductor arcus palatini und M. adductor hyomandibularis. Diese Muskelkräfte sind zusammen sehr bedeutend, während der Hebung

und Senkung des Operculums (welche Bewegungen verhältnismäßig gering sind) nur der M. levator operculi und M. levator arcus palatini resp. M. adductor arcus palatini und M. adductor hyomandibularis dienen. — Die Hebung und Oeffnung der Kiemenbogen bewirken die Mm. levatores arcuum branch. externi und interni sowie der M. hyohyoideus; die Senkung die Mm. interarcuales ventrales (obliqui, transversus); das Aneinandernähern die Mm. interarcuales dorsales.

Ueber den M. geniohyoideus hat neuerdings HOLMQUIST (83) eine spezielle Arbeit veröffentlicht. Es soll nicht richtig sein, diesen Muskel sowohl als Vorzieher des Zungenbeinbogens wie auch als Rückzieher des Unterkiefers aufzufassen, je nachdem dieser oder jener in fixiertem Zustande gedacht wird. Durch Experimente läßt sich nachweisen, daß dieser Muskel sowohl bei der Respiration als auch bei der Nahrungsaufnahme ausschließlich zur Protraktion bzw. Adduktion des Hyoidbogens (und damit auch der unteren Kiemenbogenabschnitte) verwendet wird, d. h. ein Exspirations- oder Schluckmuskel ist; durch anatomische Einzelheiten legt der Verf. dar, daß er überhaupt nicht als Inspirator fungieren kann, da durch seine Kontraktion dabei der Transport des Atemwassers nach hinten gehemmt werden müßte. Da der Muskel unter

Fig. 97. Fig. 98.

Fig. 97. Muskeln des Unterkiefers und des Operculums von *Perca fluviatilis*. (Nach VETTER, 190, VON DEGANELLO, 51, teilweise modifiziert; die durch die Orbita ziehenden Nerven nach einem Präparat von *Telestes muticellus* gezeichnet.) Die oberflächliche Portion des M. adductor mandibulae abgetragen (A_1 Ursprung, A_1t Sehne); A_2 mittlerer, A_3 tiefer Anteil desselben. Durch den Unterkiefer hindurch sieht man A_2t Sehne von A_2 (am articulare mandib.), weiter A_3t Sehne von A_3 (am MECKELschen Knorpel), *ApM* adductor operculi, *Lp* levator arcus palatini, *Do* dilatator operculi, *Lo* levator operculi, *Pmx* praemaxillare, *Mx* maxillare, *O* operculum, *Sop* suboperculum, *Top* interoperculum, *Pop* praeoperculum, *Qd* quadratum, *Art* articulare mandibulae, *CM* cartilago Meckelii.

Fig. 98. Muskeln des Unterkiefers usw. von der unteren Seite des Kopfes von *Barbus fluviatilis*. (Nach VETTER, 190.) A_1 oberflächlicher Anteil des M. adductor mandibulae, A_1t Sehne desselben (am maxillare), *Jm* M. intermandibularis, *Gh* geniohyoideus, *Hhi* hyohyoideus inferior, *Mx* maxillare, *Pmx* praemaxillare, *Art* articulare mandib., *Chy* ceratohyale des Hyoidbogens, *O* operculum, *Jop* interoperculum, *Sop* suboperculum.

den höheren Wirbeltieren kein bestimmtes Homologon besitzt, benennt ihn der Autor M. protractor hyoidei. Die Teleostier haben also keinen besonderen Rückzieher des Unterkiefers, aber, wie sich durch Versuche nachweisen läßt, sind beinahe alle Muskeln, die sich an der Inspiration beteiligen können, mittelbar auch als Retraktoren tätig, meist der M. sternohyoideus, unter gewissen Bedingungen auch der M. levator operculi helfend oder vikariierend (die übrigen Inspirationsmuskeln verstärken ihre Wirkung). Der Verf. beschreibt komplizierte mechanische Einrichtungen, welche die Arbeit dieser Muskeln in eine Senkung des Unterkiefers umsetzen.

Mechanismus der Kiemenatembewegung.

Die Vergrößerung der Mund-Kiemenhöhle bei der Inspiration und Verkleinerung bei der Exspiration (Fig. 99, 100) wird im vertikalen Durchmesser durch Senkung bzw. Hebung des Mundbodens (resp. Unterkiefers), lateral durch Auseinanderrücken bzw. Aneinandernähern beider Kiemendeckel, cephalokaudal durch Ausspannung resp. Zurückziehung der Branchiostegalmembran bewirkt. Baglioni (19, 20) hat sichergestellt, daß unter den Teleostiern verschiedene Typen dieser Exkursionen vorkommen, indem entweder der Wasserwechsel fast allein durch den Branchiostegalapparat verrichtet wird, welcher dann ausgezeichnet entwickelt ist (Scorpaenidae, Trachinidae, Pediculati), oder es kommt dem Branchiostegalapparate eine mehr oder minder gleiche Aufgabe zu wie den lateralen und vertikalen Bewegungsrichtungen (Cottidae, Cataphracti, Gobiidae, Blenniidae), oder es tritt die Tätig-

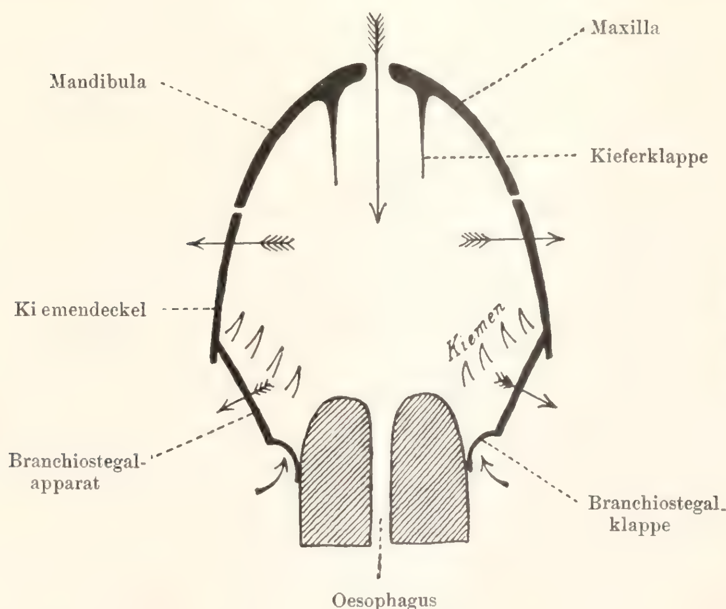
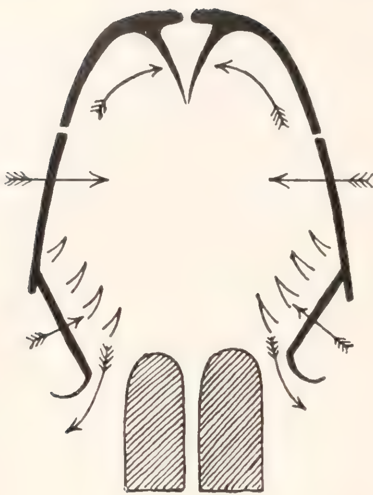


Fig. 99. Schema der Lage der einzelnen Hauptteile des Kiemenatemapparates bei der Inspiration. (Nach Baglioni, 21).



keit des Branchiostegalapparates in den Hintergrund (Percidae, Sparidae, Sciaenidae, Labridae); bei den Muräniden, Syngnathiden und Sclerodermi fehlt überhaupt der Branchiostegalapparat (mehr oder minder völlig): es besteht da eine verhältnismäßig kleine Kiemenwandspalte, mit einer passiv bewegten Hautfalte versehen (s. sonst im spez. Teile).

Fig. 100. Schema der Lage der einzelnen Hauptteile des Kiemenatemapparates bei der Exspiration. (Nach Baglioni, 21.) S. die Fig 99.

Methoden der Untersuchung.

Die einfachste Beobachtungsmethode — durch bloße Inspektion — hat allerdings nur beschränktes Anwendungsbereich, aber dieser Mangel haftet eigentlich allen Methoden an. Die älteren Beobachter haben sich nur einfacher Inspektion bedient; in meinen Arbeiten (10—16) habe ich versucht, auch diese Methode wieder zu Ehren zu bringen, denn bei der schonenden Beobachtung eines so ungemein reizbaren Tieres wie es die meisten Fische sind, unter möglichst natürlichen Bedingungen kann man zu ganz bemerkenswerten Ergebnissen gelangen (s. im spez. Teile die Cobitidinen, Labyrinthfische, sowie im allg. Teile die Atemregulation durch Blutreize und die Atemrhythmusverhältnisse der Fischembryonen). Insbesondere bei Untersuchungen über die chemische Regulation der Atmung muß dieser Umstand im Auge behalten werden (durch Nichtberücksichtigung möglichst natürlicher Verhältnisse am Beginne der Experimente können völlig irrige Schlüsse gezogen werden, s. weiter im allg. Teile).

Die Registriermethoden ermöglichen sehr genaue Aufzeichnungen der Größe, Form und zeitlichen Folge der einzelnen Phasen des Atemaktes in den verschiedenen Abteilungen des Atemapparates. Seit P. Bert (24, 25) und M'Kendrick (125), die mit elastischen mit Luft gefüllten Ampullen durch Luftübertragung bemerkenswerte Beobachtungen gemacht hatten, haben insbesondere van Rynberk (159), François-Franck (64, 67), Westerlund (196), Kuiper (103—105), Lombroso (111—113) und vor allem Baglioni (19, Fig. 101, 102) (s. auch Hemmeter, 81) direkte Aufzeichnungen mit Hebelvorrichtungen vorgenommen. Daß dabei die Ergebnisse nicht immer eindeutig sind, insbesondere bei Verfolgung gewisser schwierigerer Probleme, ist nicht nur durch die allgemeinen technischen Hindernisse erklärlich, sondern vornehmlich dadurch, daß die befestigten Tiere eingreifend beeinflußt werden. — Ueber die Fixierungsapparate für Fische s. auch Uexküll (186).

Die Verfolgung des Wasserstromes wird erleichtert, indem man vermittelst einer Glaspipette etwas Tusche in die Nähe der Mund- und Kiemenöffnungen bringt; auch Puderarten, gefärbte Flüssigkeiten usw. wurden verwendet, doch ist es besser, statt dieser Behelfe, durch welche leicht Reizung und also Aenderung der normalen Atembewegungen herbeigeführt wird, mit Baglioni leichte entfettete Baumwollfäden anzuwenden, welche vor die verschiedenen Atemöffnungen der Tiere gebracht werden.

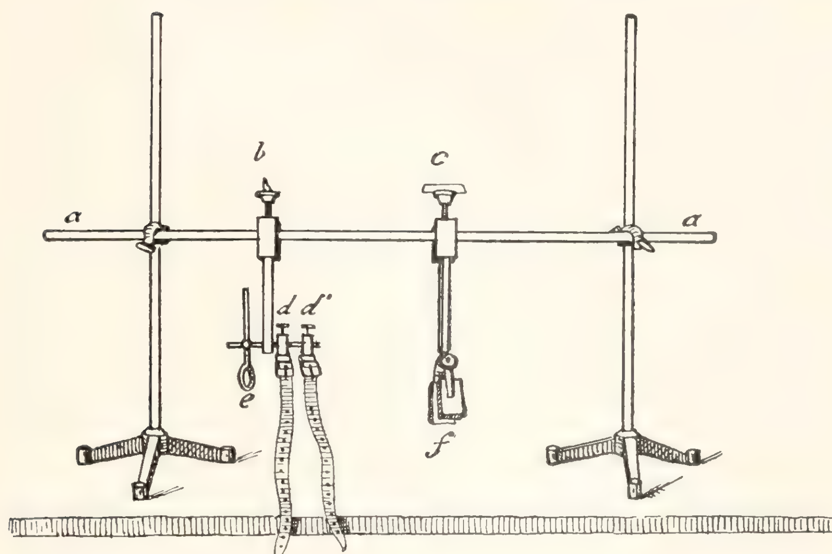


Fig. 101. Der Fischhalter. (Nach BAGLIONI, 19). Die Metallleiste *aa* trägt zwei Metallansätze *b* und *c*; *b* trägt an seinem Ende einen beweglichen Ring *e* für die Schnauze und zwei Riemen dd^1, welche den mit Tuch umwickelten Fischkörper festhalten, *c* ist mit einer Klemme *f* versehen, welche inwendig mit Kork gefüttert den Schwanz zu fixieren bestimmt ist.

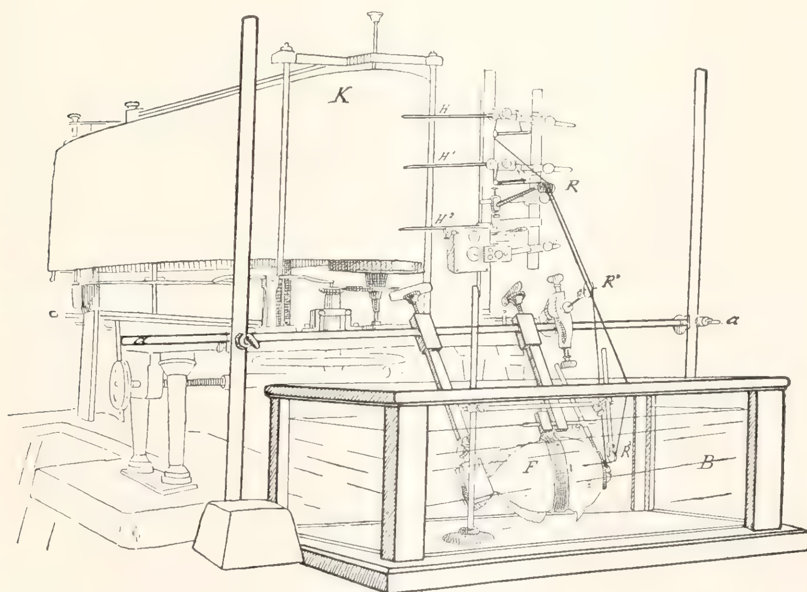


Fig. 102. Die Versuchsanordnung zur Verzeichnung der Atembewegungen der Fische. (Nach BAGLIONI, 19.) Der Fisch *F* ist in dem Halter (s. Fig. 101) in der Rückenlage eingespannt; am Unterkiefer und am Kiemendeckel sind vermittelst Rollenübertragung (R, R_1, R_2) Schreibhebel H und H_1 befestigt, H_2 Zeitschreiber.

Auch ein kleines Manometer, welches in die Nähe der Oeffnungen gebracht wird, kann die Stromkraft kundgeben (François-Franck) und der letztere Autor hat auch chronophotographisch z. B. den durch weiße Gouache gefärbten Ausatmungsstrom aufgenommen.

Ueber die photographische resp. chronophotographische Registrierung der Atembewegungen s. insbesondere die schönen Untersuchungen von François-Franck (68, 69) sowie Kuiper.

Zeitliche Verhältnisse der Bewegung in den einzelnen Abschnitten des Kiemenatemapparates.

Duverney (1701) hat wahrscheinlich die erste eingehende Beschreibung des Atemmechanismus der Fische verfaßt, nachher Duméril (1808) und Flourens (61). Der letztere schließt sich völlig der Duverneyschen Auffassung an, daß die Inspiration dadurch zustande kommt, daß „toutes les parties de l'appareil, la bouche, la gorge, l'arcade palatine, les opercules, les rayons et la membrane branchiostéges. les arcs branchiaux s'élargissent et se dilatent; l'eau entre par la bouche“; bei der Exspiration „toutes ces parties se resserrent, se rapprochent, se rétrécissent; l'eau pressée de toutes parts sort par l'ouverture des ouïes“. Dazu bemerkt nun Flourens auf Grund von einseitigen oder beiderseitigen Amputationen der Opercula, daß die Kiemen sich dabei voneinander entfernen, indem sie sich nach vorn verschieben, und dann wieder annähern, indem sie sich rückwärts bewegen, wobei sie immer eine kleine Spalte zwischeneinander frei lassen; die beiden Blätter jeder Kieme werden heftig voneinander entfernt, um sich nachher eng aneinander zu schmiegen: „les branchies sont continuellement agitées d'un double mouvement d'extension et de raccourcissement alternatifs, d'une part, et de rotation d'arrière en avant et d'avant en arrière, de l'autre“; die Kiemenblättchen entfernen sich voneinander, um sich danach oft bis zur Berührung zu nähern. — Die von Flourens beschriebenen Kiemenbewegungen wurden später wenig untersucht (s. weiter unten), um so mehr der Bewegungsmechanismus der hauptsächlichen Motore des respiratorischen Wasserstromes. Doch wurde, wie van Rynberk (159) und Baglioni (19) mit Recht in ihren Zusammenfassungen hervorheben, allmählich eine erheblich abweichende Auffassung dieses Mechanismus als einer Art Schluckbewegung, Deglutition ausgearbeitet. Schon Duverney (59) spricht über „une sorte de déglutition détournée ou latérale“ und teilt die Wasserbewegung in drei Phasen ein: Mundfüllung, Transport in den Pharynx, Durchpressung von da durch die Kiemenlöcher. Milne-Edwards schildert eine fortschreitende Schluckbewegung, und eine ähnliche Ansicht wird dann fast allgemein gefunden (s. z. B. Bergmann und Leuckart, 23a). (Nach Brünings (37) steht das durch die Mundöffnung eingesogene Atemwasser bei geöffnetem Maul und Kiemen eine Zeitlang in der Rachenhöhle „zur Einnahme des Sauerstoffes“ still, um dann ausgestoßen zu werden.)

Aber P. Bert (25) kehrte wieder zu der von Duverney vorgebrachten Auffassung zurück und bekämpft die Deglutitionshypothese. Beobachtet man, sagt er, einen ruhigen Fisch, so sieht man gleichzeitige Bewegungen der Mundöffnung und der Opercula — es kommt eine allgemeine Erweiterung der Mund- und Kiemenhöhle, nachher eine allgemeine Kontraktion derselben zustande. Bei *Cyprinus barbus* schob er unter den einen Kiemendeckel eine kleine

Kautschukampulle, ohne das Tier dadurch zu stören, eine andere in den Pharynx, eine dritte in den Mund, und wies durch gleichzeitige Registrierung der Kurven des Luftdruckes in je zwei derselben nach, daß hier Synchronie der Exkursionen besteht (P. Bert gibt dasselbe Verhalten auch für die Selachier an). Die Stromrichtung von der Mundöffnung, die vorwiegend als Inspirationsöffnung gilt, gegen die Kiemendeckelöffnungen, welche Exspirationsöffnungen sind, ist durch zweierlei klappenförmige Einrichtungen bedingt: die am Rande des Kiemendeckels angebrachte Membran wird während der heftigen inspiratorischen Abhebung des Operculums an die Kiemendeckelspalte angepreßt (durch den Widerstand des äußeren Wassers), wobei der Remaksche Muskel (eigentlich schon von Cuvier beschrieben, der äußere Teil der Muskelvorrichtung des Branchiostegalapparates, s. noch weiter unten über die Remakschen Ansichten) das Spiel dieser Klappen unterstützt. Eine am Gaumendache nahe der Mundöffnung aufgehängte nach vorn konvexe starke Membran, wie sie nach Valenciennes bei allen (Knochen-)Fischen vorkommt (nebstdem auch eine ähnliche ventrale) verhindert den Austritt des Wassers nach vorn bei der Exspiration, welche aber leicht die Kiemendeckelrandmembran abhebt. (P. Bert hat aber gesehen, daß kleine Karpfen mit zusammengebundenen Kiemendeckeln oder verstopften Mundöffnungen tagelang leben können, so daß auch eine einzige Oeffnung im Notfalle ausreichen kann; s. weiter bei Lombroso.)

Erst van Rynberk (157, 159) hat die Verhältnisse des Bewegungsverlaufes der Atmung einerseits bei den Selachiern untersucht, wo er in der Inspirationsphase ein Oeffnen des Mundes und der Spritzlöcher bei verschlossenen Kiemenspalten beobachtet, während die Exspiration aus dem Verschließen des Mundes und der Spritzlöcher sowie dem Oeffnen der Kiememspalten, durch welche das Atemwasser ausgetrieben wird, besteht; andererseits hat er Teleostier studiert (*Pagellus mormyrus* und *Sargus vulgaris*) und da gefunden, daß der Kiemendeckelverschluß ein wenig nach dem Verschließen der Mundöffnung einsetzt. — Dazu will ich bemerken, daß eigentlich auch P. Bert aus seinen Kurvenregistrierungen, insbesondere aus Fig. 41 seiner Vorlesungen einen solchen Schluß ziehen sollte, denn man sieht da deutlich, daß der eigentliche Akt des Verschließens der Kiemendeckel etwas später zustande kommt. — Die Kritik, welche aber nachher Kuiper (104, 105) an P. Bert geübt hat, scheint mir etwas unberechtigt zu sein (insbesondere kann ich nicht die von Kuiper p. 397 vorgebrachte Schilderung als — angeblich — P. Bertsche Auffassung anerkennen); P. Bert hat, meiner Meinung nach, nur den Fehler begangen, daß er seine Ergebnisse zu sehr im Sinne der Synchronie der Mund- und Kiemendeckelbewegungen gedeutet hat gegenüber der bisherigen Lehre über eine — gleichsam peristaltisch — von der Mund- zu den Kiemendeckelöffnungen fortschreitende Bewegung; außerdem, glaube ich, trägt auch die Methode der indirekten (durch Luftübertragung vermittelten) Registrierung etwas schuld. Kuipers Verdienst besteht darin, daß er die ohne Zweifel exaktere Methode der direkten, d. h. Hebelregistrierung, und außerdem noch andere Methoden — so die unmittelbare einfache Beobachtung eines frei im Aquarium befindlichen Fisches, die Verfolgung der Wasserverschiebung in den einzelnen Atemphasen vermittelst Tuschepartikeln und besonders die Momentphotographie — angewendet hat. Bei *Barbus fluviatilis*, *Telestes*

muticellus und *Carassius* (*Cyprinus*) *auratus* gelangt er auf Grund dieser Methoden zu folgendem Bilde des Atemmechanismus: 1) Die Inspiration besteht aus Eröffnung des Mundes, Abwärtsbewegung des Mundhöhlenbodens und mäßiger Auswärtsbewegung der Kiemendeckel, wobei das Atemwasser ausschließlich durch den Mund eintritt (die Kiemendeckelspalten sind verschlossen — durch die Randmembran). 2) Die Exspiration besteht aus dem Verschließen der Mundöffnung, aus Aufwärtsbewegung des Mundhöhlenbodens, aus der noch etwas weiter fortschreitenden Auswärtsbewegung der Kiemendeckel und aus Abhebung der Randmembranen derselben, wobei das Wasser ausschließlich den Kiemendeckelspalten entströmt (es öffnen sich also die festen Teile der Opercula noch etwas in dem Momente, wo sich die Mundöffnung schon schließt). 3) Die Exspiration wird durch eine rasche Einwärtsbewegung (Anlegung) der Kiemendeckel beendet, aber schon beginnt wiederum der Mund sich zu öffnen, um einen neuen Atemzug einzuführen. — Es wird also keine absolute Synchronie, aber auch keine präzise Aufeinanderfolge der Bewegungen der Mund- und Kiemenhöhle angetroffen. Im ganzen aber kommt doch die von P. Bert vorgebrachte Ansicht von der Synchronie der proximalen und distalen Abschnitte des Atemapparates der Wahrheit näher, als diejenige der üblichen Schilderung der Zoologen. — Kuiper hebt insbesondere mit Nachdruck hervor, daß der zweite Teil der Auswärtsbewegung des Kiemendeckels schon bei geschlossenem Munde zustande kommt, und will ihn schon in die Exspirationsphase einrechnen (s. darüber noch weiter unten). Er hat weiter nicht nur die Exkursionen der festen Kiemendeckel, sondern auch der Randmembran registriert: es hat sich da deutlich abgebildet, daß erst die zweite Phase der Kiemendeckelabhebung mit der Oeffnung der Kiemendeckelspalten verbunden ist. Bei der mikrophotographischen Registrierung hat er einen Moment getroffen, wo der Mund verschlossen, die Kiemendeckel angedrückt und die Kiemendeckelspalten geschlossen waren.

Mit der Frage des Atemmechanismus der Fische hat sich François-Franck (64, 67) schon vor Jahren beschäftigt (s. im weiteren über die Tätigkeit der Kiemendeckelmembran) und in der letzten Zeit gleichzeitig mit den zuletzt angeführten Autoren (ja eigentlich früher, die Publikation aber erfolgte später) eine Reihe von Untersuchungen angestellt, die ebenfalls die Reihenfolge der Bewegungserscheinungen betreffen. Anstatt der in die Atemhöhlen eingeführten Kautschukampullen hat er äußere „palettes exploratrices“ verwendet und sehr genau die Bewegungen des Unterkiefers, der Kiemendeckel und der Branchiostegalgegend registriert (er wendet P. Bert gegenüber ein, daß dieser durch das Einlegen der — wenn auch kleinen — Ampulle unter den Kiemendeckel die Bewegungen des letzteren störte; allerdings erkennt er an, daß zur Sicherstellung der zeitlichen Verhältnisse seine Methode genügte). Die Mundöffnung beginnt, wie die Kurven deutlich zeigen, etwas früher als der Kiemendeckel sich abzuheben anfängt, im allgemeinen beträgt die Verspätung des Beginns der Kiemendeckelbewegung etwa $^1/_4$—$^1/_5$ der ganzen Inspirationsdauer; auch der Mundverschluß kommt etwas früher zustande, ehe die Kiemendeckel ihre Rückwärtsbewegung beginnen. Das gleiche Resultat haben die mikrophotographischen Untersuchungen ergeben.

Während FRANÇOIS-FRANCK auf das etwas nach den Mundbewegungen sich verspätende Oeffnen und Schließen des Kiemendeckels Gewicht legt, hebt KUIPER die zweifache Bedeutung der Auswärtsbewegung des Kiemendeckels hervor (zuerst in-, dann exspiratorisch), sowie die folgende Pause und das sehr schnelle Schließen. KUIPER hat auch von einer angeblich vollständigen Umkehrung des zeitlichen Verhaltens der normalen Atembewegungen berichtet (p. 72), welche aus unbekannten Gründen entstanden, einmal registriert wurde.

Modifikationen des Atemtypus.

Durch BAGLIONIS (19, 20) Forschungen trat die uns interessierende Frage in ein neues Stadium. Auf Grund seiner auf sehr viele Repräsentanten der Selachier und Teleostier ausgedehnten Untersuchungen konnte er feststellen, daß man keinesfalls einen einheitlichen Atemtypus annehmen kann. Was die Deglutitionshypothese betrifft, so kann man auf die meisten Teleostier hinweisen, wo die Mundhöhle und Kiemenhöhle gar nicht räumlich voneinander getrennt sind, sondern eine einheitliche Höhle mit einer gemeinsamen lateralen Wand (Opercularapparat) vorstellen. Aber bei den Fischarten, wo der Opercularapparat fehlt (Knorpelfische) oder rückgebildet ist (Muraenidae), insbesondere bei den letzteren, wo die Kiemenhöhlen als selbständige Räume jederseits durch fünf verhältnismäßig kleine Oeffnungen mit der Mundhöhle kommunizieren, wird das Atemwasser gleichsam durch eine peristaltische Welle vom Maul zu der Kiemenhöhle und dann von da nach außen getrieben, so daß die Erweiterung des proximalen Abschnittes zu einer Zeit eintritt, in welcher distal noch Verengerung besteht; ein Rückströmen des Atemwassers wird sowohl durch passiv bewegte ventilartige Vorrichtungen der inneren kleinen Kiemenhöhlenöffnungen, wie durch aktive Zusammenschnürung der verschiedenen Abschnitte des Schlauches verhindert. Bei den Selachiern sah BAGLIONI insbesondere bei den Scylliiden und Musteliden, daß die Hebung bzw. Senkung des Unterkiefers um eine merkliche Zeit den entsprechenden Bewegungen der Kiemenhöhlenwand vorangeht (aber es kommt nicht vor, daß die Mundhöhle z. B. eine Inspirationsbewegung ausführen würde, während die Kiemenhöhle exspirierte; s. im weiteren den spez. Teil).

Mechanismus der Klappenvorrichtungen.

Die von vorn (durch die Mundöffnung) nach hinten (durch die äußeren Kiemenlöcher) erfolgende Bewegung des Atemwassers ist durch ventilartige Vorrichtungen bedingt, welche ein Rückströmen verhindern. Wir haben schon oben über die von P. BERT gegebene Beschreibung dieser Klappen berichtet. Nachher hat DAHLGREN (46) insbesondere die Maxillar- und Mandibularklappe der Teleostier untersucht.

Die Maxillarklappe hängt als querstehende, aus elastischen und zahlreichen glatten Muskelelementen sich aufbauende Schleimhautfalte vom Dache der Mundhöhle herab, die Mandibularklappe (gleich gebaut) erhebt sich vom Boden der Mundhöhle (s. morphologische Arbeiten von ALLIS (1) und MITCHELL, 124). Auch bei denjenigen Knochenfischen, wo die Mundöffnung bei der Exspiration nicht völlig verschlossen wird, strömt doch das Wasser nicht zurück, da die beiden Klappen durch das zu-

sammengepreßte Wasser aus ihrer von vorn nach hinten gerichteten Lage nach vorn gedrängt mit ihren Rändern sich aneinander legen und die Mundhöhle proximal verschließen (z. B. Percidae).

Eine eingehendere Beachtung verdient die ventilartige Funktion des Branchiostegalapparates, während der Mechanismus der proximalen (Mund-)Klappen ohne weiteres einleuchtend ist. Schon P. Bert legt Gewicht auf die frei flottierende durch Muskeltätigkeit geregelte Randmembran des Operculums. Nachher hat François-Franck (65, 66) die wesentliche Bedeutung derselben für die Respiration der Knochenfische hervorgehoben; am Anfange der inspiratorischen Abhebung des Kiemendeckels bleibt die Randmembran der Oberfläche des Schultergürtels angeschmiegt und verschließt so die Kiemendeckelspalte: der Atemwasserstrom, welcher schon etwas vor Beginn der Kiemendeckelabhebung durch die halb geöffnete Mundöffnung eindringt, wird in dem letzten Drittel der Inspiration, wo sich die Opercularmembran vom Schultergürtel abhebt, sichtlich verstärkt; während der nachfolgenden ausgiebigen Einwärtsbewegung der Opercula wird der Inhalt der Mund-Kiemenhöhle nur durch die Kiemendeckelspalten ausgepreßt, wobei die Randmembran (passiv) zurückgeschlagen wird (nach Entfernung der Randmembranen ist der Wasserwechsel an den Kiemenflächen stark beeinträchtigt, so daß der Fisch kompensatorische Bewegungen aufweist: die Mund- sowie Kiemendeckelexkursionen sind vergrößert). Aber nebstdem bestehen aktive Betätigungen der Randmembran: gleichzeitig mit der raschen Abhebung des Operculums vollführt sie eine plötzliche Bewegung, „elle est comme avalée au-dessous de l'opercule"; es scheint, daß sie, ähnlich wie gewisse Anhänge der Dekapoden (p. 343), über die Kiemenoberflächen hinwegfegt. Durch Kokainisierung läßt sich diese schnelle Kontraktion beseitigen. Es handelt sich nach dem Verfasser um die Tätigkeit einer besonders am freien Rande reichen Muskelschicht. Im ganzen hält der Autor allerdings diese Reinigungsaufgabe der Randmembran für untergeordnet gegenüber jener des Exspirationsstromes und scheint dafürzuhalten, daß diese aktive Einwärtsbewegung der Membran nur bei „inspiration surajoutée" vorkommt (worunter er eine eigene Modifikation des Atemaktes versteht — s. weiter unten — nicht aber, wie Baglioni annimmt, eine dyspnoische Erscheinung). Kuiper (105) hat die Exkursionen der Randmembran registriert und deutliche Unterschiede gegenüber den Operculumkurven gefunden, welche eben durch die geschilderten zeitlichen Verhältnisse der Bewegung beider Teile bedingt sind. In der späteren Abhandlung bezweifelt er die aktive Natur des Umklappens (s. noch weiter unten betreffs des Hustens).

Baglioni (Fig. 103—106) unterscheidet neuerdings die rein passiv bewegte Klappe als einen besonderen Abschnitt der Membrana branchiostega (an verschiedenen Stellen des Kiemendeckels der Knochenfische angebracht, im Zusammenhang mit den ökologischen Charakteren der verschiedenen Fischarten) als „Branchiostegalklappe". — Ueber die Verhältnisse bei den Knorpelfischen s. den spez. Teil.

Dem „Randmuskel des Kiemendeckels" hat, wie schon oben bei Bert angeführt worden ist, Remak (146) Aufmerksamkeit geschenkt; wir verweisen bezüglich der anatomischen Daten auf seine Abhandlung und heben nur seine Ansicht über die Tätigkeit dieser Muskeleinrichtung hervor. Es sollen ihre einzelnen Abschnitte

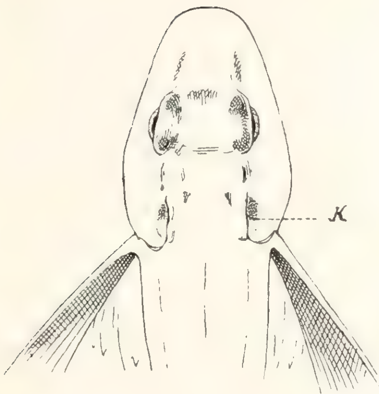


Fig. 103.

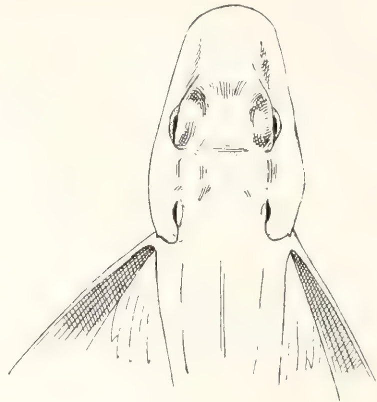


Fig. 104.

Fig. 103. Kopf von *Trigla corax* von oben bei der Inspiration (*K* Branchiostegalklappe). (Nach BAGLIONI, 19, etwas verkleinert.)

Fig. 104. Kopf von *Trigla corax* von oben bei der Exspiration (s. Fig. 103). (Nach BAGLIONI, 19, etwas verkleinert.)

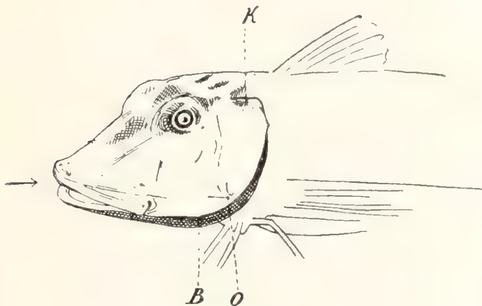


Fig. 105.

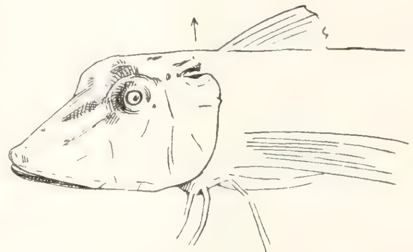


Fig. 106.

Fig. 105. Kopf von *Trigla corax* von der Seite bei der Inspiration (s. Fig. 103, das Maul geöffnet, beide Kiemendeckel *O* gehen auseinander, die Membrana branchiostega *B* erweitert sich nach unten und hinten, die Branchiostegalklappe *K* wird passiv dicht zugeschlossen.) (Nach BAGLIONI, 19, etwas verkleinert.)

Fig. 106. Kopf von *Trigla corax* von der Seite bei der Exspiration (s. Fig. 105, das Maul zugeschlossen, beide Kiemendeckel zusammengepreßt, die Branchiostega nach oben zurückgezogen, die Klappe durch den Exspirationsstrom passiv geöffnet). (Nach BAGLIONI, 19, etwas verkleinert.)

bei scheinbar vollkommener Schließung der Mund- und Kiemenöffnung kleine undulierende Bewegungen ausführen (auf mikroskopischen Präparaten findet man die Muskelpartien durch Sehnenstreifen abgetrennt), mittels deren sie durch die so bewirkte Lüftung der Kiemenspalte das Wasser in geringen Mengen den Kiemen zuführen (beim Schwimmen). So scheint es fast, als wenn dies der gewöhnliche Modus der Atembewegungen wäre, und die weitere Oeffnung der Kiemenspalte mittels Erhebung des Kiemendeckels nur bei ungewohnten Veranlassungen, bei Atemnot, vorkäme. Außerhalb des Wassers erfolgt bekanntlich die Erhebung des Kiemendeckels in der Regel. Der schnalzende Ton, den viele Fische außerhalb des Wassers hören lassen, ist eine Wirkung des Randmuskels allein und kann auch ohne

Erhebung des Kiemendeckels erfolgen. Diese Angabe, über welche wir bei den neueren Fischforschern keine Bemerkung gefunden haben, würde eine besondere Untersuchung behufs Bestätigung erfordern. — Ueber die Aenderungen des Atemmechanismus bei erschwerten Atemverhältnissen s. weiter unten. LOMBROSO hat die Bewegungen der Randmembran bei Stenose des Mundes gesehen.

Die Erneuerung des Atemwassers ist bei den Fischen eine nahezu vollständige, indem fast das ganze durch die Mundöffnung eingezogene Wasser durch die Kiemenspalten nach außen entleert wird.

Es wurde z. B. vermittelst in die Nähe der Mundöffnung gebrachter Suspensionen nachgewiesen, daß hier kein nennenswertes Wasserausströmen bei der Exspiration vorkommt. WINTERSTEIN (200) hat dies auch mittels einer die ganze Mundöffnung ausfüllenden Kanüle demonstriert, welche mit einem langen, eine Luftblase enthaltenden Rohre verbunden war: es ließ sich da beobachten, daß die Luftblase immerwährend mit jeder Einatmung um ein Stück nach dem Kopfe des Fisches zurückgeht, ohne sich jemals in entgegengesetzter Richtung zu verschieben.

BAGLIONI (19, 21) hat dies mit den physikalischen Bedingungen des äußeren Mediums der Fische in Beziehung gebracht: die Ventilation muß ausgiebiger erfolgen, da das Wasser einen verhältnismäßig geringen absoluten Sauerstoffgehalt aufweist und da die Diffusionsverhältnisse der Gase im Wasser ungünstiger sind als in der Luft.

Die Phasen des Kiemenatemaktes.

Schwieriger lassen sich mit den ökologischen Bedingungen die Phasen des Verlaufes eines einzelnen Atemaktes der Fische in Beziehung bringen. Dies hat neuerdings BAGLIONI (19, 21) mit großem Nachdruck getan; nach seinen Versuchsergebnissen scheint die Ausatmungsphase kürzer resp. steiler zu verlaufen, als die Einatmungsphase, an welcher sich oft deutlich zwei Abschnitte unterscheiden lassen: der erste, welcher unmittelbar nach dem Exspirationsakt einsetzt, ist steiler als der zweite, welcher langsam und flach erfolgt. „Dies gilt hauptsächlich für die Atembewegungen derjenigen Abschnitte des Atemapparates, welche die Atemwassererneuerung im engeren Sinne bewirken, d. h. Opercular- und Branchiostegalapparat oder die ihnen entsprechenden Partien bei den Fischen, die sie entbehren. Es gilt dagegen nicht für die Atembewegungen des Maules, die die Bedeutung der sogenannten konkomitierenden Atembewegungen der Warmblüter hier besitzen, indem sie in geeigneter Weise die Wege ändern, die das Atemwasser von den ersteren Gebilden angesaugt und bewegt passieren muß.“ BAGLIONI (Fig. 107) wendet sich entschieden gegen P. BERTS Schluß, daß bei den Fischen, wie bei den übrigen Wirbeltieren, die Inspiration kürzer ist als die Exspiration; er bezeichnet diese Angabe für die Fische als verfehlt. Für BAGLIONIS Ansicht könnten wir vielleicht BJELOUSSOWS Ergebnisse anführen, welcher schon vorher die Exspirationsphase kürzer als die Inspiration gefunden haben soll (leider war uns die Arbeit nur in einem äußerst gedrängten Referate zugänglich). Dann hat auch, vor BAGLIONI, VAN RYNBERK (159) in seinen Versuchen an *Scyllium* die Exspirationsphase kürzer resp. steiler gefunden als die Inspiration (während bei dem Knochenfische *Pagellus*, der aber nach Angabe des Autors wahrscheinlich dyspnoisch war, die beiden Phasen ungefähr gleich waren —

sieht man näher zu, so findet man auch da in dem einen Bilde längere Inspirationsphasen).

Wenn wir P. BERTS Kurvenbilder durchsehen, so bemerken wir, daß er mit seiner Methode (elastische, in die Atemwege eingeführte Rezeptionsampullen mit Registriertambouren) tatsächlich bei *Cyprinus barbus* sowohl in den Kiemendeckelspalten als auch in der Pharynxhöhle und in der Mundöffnung kürzere Inspirations- als Exspirations-

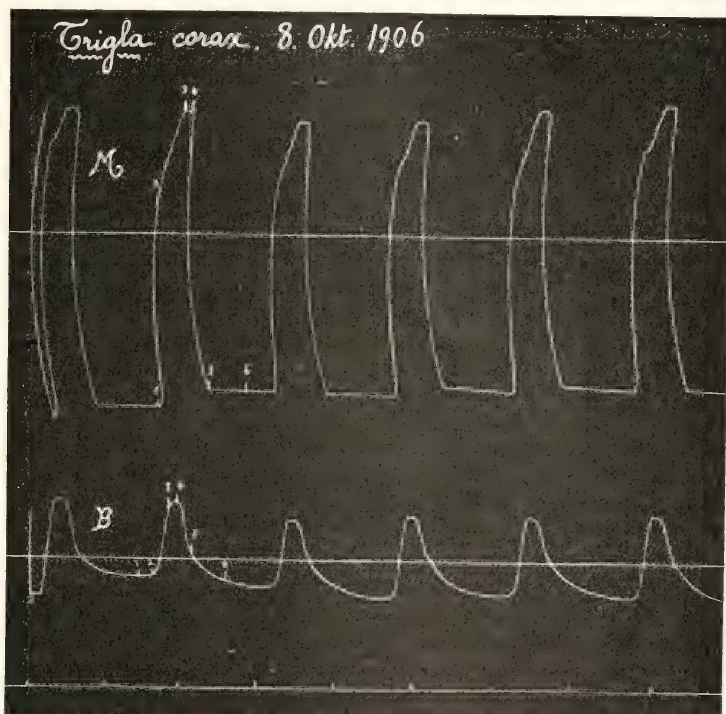


Fig. 107. Atemrhythmus von *Trigla corax*. (Nach BAGLIONI, 19). *M* Atembewegungen des Unterkiefers, *B* des Branchiostegalapparates. Die Exspirationsphase steiler und kürzer als die Inspirationsphase, die aus zwei Zeitperioden besteht. Mit Zahlen sind die entsprechenden Zeitmomente des Atemaktes bezeichnet. Unten Zeitkurve (Sek.). — Von rechts nach links zu lesen.

phasen aufzeichnen konnte (ausgenommen Fig. 41, wo die beiden Phasen der Opercularexkursionen fast gleich sind). Man könnte glauben, daß vielleicht die Methode daran schuld war, indem die Wasserströmung durch die Atemwege etwas gehindert und die Schleimhautoberfläche gereizt war. Jedenfalls ist aber bemerkenswert, daß BERT auch vermittelst des von außen angelegten „Compas" dasselbe Verhalten sicherstellen konnte. Handelt es sich vielleicht bei dem von BERT verwendeten Fische um eine Ausnahme? M'KENDRICK (125) hat später den gleichen Sachverhalt beim Goldfisch nachgewiesen: es soll da z. B. in einer Kiemendeckelexkursion auf „opening of gill" 0,33 Sek., auf das dauernde Offensein 0,15, auf „closure of gill" 0,44, auf das dauernde Verschlossensein 0,10 Sek. entfallen — während bei *Perca*,

Merlangus und auch bei *Platessa, Acanthias, Lens, Motella, Labrus, Cyclopterus* umgekehrt die inspiratorische Kiemendeckelbewegung länger sein soll; bei *Cobitis, Leuciscus vulgaris* und *L. phoxinus, Morrhua, Clupea* u. a. sind nach M'KENDRICK die beiden Phasen ungefähr gleich. M'KENDRICK hat seine Registrierapparate (mit Luftübertragung) von außen angelegt; nach seiner Meinung waren die Fische dadurch sehr wenig belästigt. Nun kommt aber neuerdings auch KUIPER, welcher seine Kurvenaufzeichnungen (ähnlich wie BAGLIONI) vermittelst direkt mit den sich bewegenden Teilen verbundener Hebelvorrichtungen aufgenommen hatte, zu dem gleichen Ergebnisse wie P. BERT (wenigstens in seiner zweiten Abhandlung): „das allgemeine Respirationsgesetz gilt also auch für die Knochenfische, die Inspiration ist kürzer als die Exspiration". Wenn man aufmerksam zusieht, so findet man, daß die als Norm angeführten Kurvenaufzeichnungen keinesfalls so eindeutig in diesem Sinne sprechen: so sind die beiden Phasen der Mundbewegungen bei *Barbus* in der einen Abbildung gleich, bei *Telestes* die Inspirationsphase eher, bei *Cyprinus* ganz deutlich länger; und was die Kiemendeckelexkursionen betrifft, so muß man eben, wie es KUIPER tut, die zweite Phase der Auswärtsbewegung des Kiemendeckels als Exspiration auffassen, um dann zu der Behauptung gelangen zu können, daß die Inspirationsphase kürzer ausfällt als die Exspiration.

Im ganzen scheint es uns, daß durch die bisherigen Versuchsergebnisse der Satz, daß die Exspirationsphase bei den Fischen kürzer verläuft als die Inspirationsphase, kaum eine allgemeine Gültigkeit besitzt, aber daß man auch umgekehrt nicht berechtigt ist, in bezug auf das gegenseitige Verhältnis der beiden Atemphasen die Fische ohne weiteres mit den übrigen Wirbeltieren in eine einzige Kategorie zu stellen. Es läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob den gefundenen Unterschieden im Verhalten der verschiedenen Fische ökologische Beziehungen zugrunde liegen, oder inwieweit die Bedingungen der Versuchsanordnungen in Betracht zu ziehen sind (s. noch weiter unten den Abschnitt über den Einfluß der geänderten Atembedingungen auf die Atemkurve usw.).

Bezüglich der Form der Atemkurve gibt M'KENDRICK an, daß bei *Tinca, Anguilla, Leuciscus phoxinus, Cyprinus auratus, Clupea* während der Exspirations-, bei *Merlangus, Platessa, Acanthias, Motella, Cyclopterus* während der Inspirationsphase eine „dikrotische" Welle in den Atemkurven vorkommt, wie denn überhaupt nirgends ein vollkommen regelmäßiger Verlauf derselben sichergestellt werden kann. Die Abbildungen von 22 verschiedenen Fischen zeigen außerordentliche Unterschiede der Kurvenform. KUIPER (105) ist beflissen, diese Unregelmäßigkeiten (sowie auch die Verlängerung des Kiemendeckelverschließens) aus den Mängeln der Methode zu erklären; doch er selbst erkennt an, daß z. B. die Dauer der Oeffnung und Schließung des Mundes bei den verschiedenen Arten wechselt; bei *Carassius auratus* erfolgte das Schließen des Mundes schneller als das Oeffnen, bei *Barbus* und *Telestes* umgekehrt; aber bei den Kiemendeckelbewegungen war immer das Schließen kürzer.

Was die Größe der Exkursionen betrifft, so findet M'KENDRICK keine regelmäßige Beziehung zur Körperlänge der Tiere (z. B. bei einem Hechte von 14 Zoll und einem *Merlangus* von 12 Zoll waren die Exkursionen des Kiemendeckels nicht viel stärker als bei einem

Leuciscus phoxinus von 2 und einem *Gasterosteus* von $2^1/_2$ Zoll; die Kiemendeckeloscillationen von *Clupea* lassen sich kaum aufnehmen. (Ueber die Frequenz des Atemrhythmus wird weiter unten systematisch berichtet.)

Oekologische Beziehungen des Kiemenatemmechanismus.

An dieser Stelle empfiehlt es sich nun, die sehr bemerkenswerten Erörterungen BAGLIONIS (19—21) anzuführen, welche das allgemeine Verhältnis der Atemeinrichtungen und des Atemmechanismus zu der Lebensweise der verschiedenen Fische betreffen.

Schon die Lage der Branchiostegalklappe weist solche Beziehungen auf. Bei der Mehrzahl der Knochenfische, wo der Branchiostegalapparat nicht sehr entwickelt ist, tritt sie in der Mitte auf, derart, daß das austretende Atemwasser von vorn nach hinten entlang der Längsachse des Fischkörpers ausströmt. Bei den benthonischen (seßhaften) Formen, wo der Branchiostegalapparat hochausgebildet ist, liegt die Klappe am oberen hinteren Ende des Apparates derart, daß der Ausatmungsstrom von unten nach oben gerichtet ist. Bei den nektonischen Fischen, die ihr Leben in steter Bewegung im freien Wasser verbringen, wird der Atemwasserstrom durch die eigenen Vorwärtsbewegungen dieser Tiere unterstützt, während er bei den benthonischen Formen den Fischkörper von oben nach unten zu drücken sucht, d. h. zu der sitzenden Lage beitragen kann. Aehnliche Verhältnisse zeigen sich bei den Knorpelfischen im Vorkommen des Mechanismus der Spritzlöcher bei den seßhaften Formen (s. spez. Teil).

Bei den seßhaften Formen, die fast ihr ganzes Leben am Boden unbeweglich verbringen, pflegt der Branchiostegalmechanismus am vollständigsten entfaltet zu sein; durch denselben wird der Atemstrom in der Längsrichtung, also in Rücksicht auf die räumlichen Verhältnisse der Kiemen gerade die zweckmäßigste Wassererneuerung vollführt, während die Kiemendeckelbewegungen vom rein mechanischen Standpunkte aus nicht so sehr direkt dem Zwecke der Erzeugung eines Wasserstromes von vorn nach hinten entsprechen. Bei den nektonischen Fischen aber bewirkt bei offenem Maule die beständige Vorwärtslokomotion den Wasserstrom in der Längsrichtung, so daß dadurch der bei ihnen nicht so sehr entwickelte Mechanismus des Branchiostegalapparates völlig ersetzt ist. — Bezüglich der Einzelheiten s. den spez. Teil.

Kiemenbewegungen. Kiemenfilter.

Ueber die Bewegungen der Kiemen selbst haben wir schon oben die Beobachtungen von FLOURENS zitiert. Auch DUVERNOY (60) hat nachher großes Gewicht auf die Muskeleinrichtungen gelegt, welche die Kiemenblättchen mit ihren freien Teilen voneinander entfernen und das Atemwasser immerwährend in neuen Kontakt mit möglichst großen Atemflächen bringen sollen (s. auch seine Ausführungen über „le diaphragme branchial“ usw.). Auch P. BERT hebt mit Nachdruck die beständigen Verschiebungen der Kiemenbogen hervor („ils se comportent absolument comme le font les côtes des animaux mammifères“), wobei noch das Muskelspiel der von DUVERNOY beschriebenen „Diaphragmen“ für die einzelnen Kiemenlamellen in Betracht kommt. Nach Entfernung der Kiemendeckel vollführen die Kiemenbogen ihre Bewegungen weiter (p. 232). Dann hat RIESS (152) im Anschluß an DUVERNOY die Kiemenmuskulatur untersucht und ist zu folgenden Ergebnissen gelangt: Beim Hecht, Barsch, *Hippocampus* geht die Drehungsachse der gegenüberliegenden Kiemenblätter durch die Mitte der Gelenkohren und Haken, es bestehen da Mm. abductores und adductores der Kiemenblättchen; bei den Salmoniden und Cyprinoiden sind die beiden Kiemenblättchenreihen eines Bogens bis zur Mitte ihrer

Höhe durch ein längslaufendes Band verbunden, an welches sich basalwärts ziehende, abwechselnd an die Blätter tretende Mm. adductores anheften, während die abductores zwischen dem oberen und äußeren Rande der Gelenkohren und dem unteren und äußeren Rande des Bogens liegen. Diese Einrichtungen sollen die Blutzirkulation in den Kiemenlamellen fördern. Droescher (53) gibt an, daß (die Uebergangsarterien in den Kiemen mit starker Muskulatur versehen sind und daß) sich auch im Gewebe der Kiemenblättchen in reichlicher Menge glatte Muskelfasern finden.

Ueber die „Kiemenfilter“-Einrichtungen oder „Reusenapparate“ s. insbesondere Zander (203), auch Werner (194) u. a.: für die Aufgabe derselben, den Kiemen Schutz gegen Verunreinigung zu gewähren, zeugt der Umstand, daß die Siebfortsätze insbesondere bei den auf dem Grunde lebenden Fischen vorkommen; Raubfische sollen im allgemeinen einfache Formen der Filter aufweisen; bei den pelagischen, klares Wasser einatmenden Tieren soll die Größe der Beutetiere für die Ausbildung derselben ausschlaggebend sein; daneben sollen aber auch andere Faktoren maßgebend sein, z. B. „Festhalten von Wasser“ bei Fischen, welche über Land gehen, Verteilung des Wasserstromes u. a. Werner hebt hervor, daß der typische Schlammfisch *Clarias* sehr entwickelte Reusenapparate besitzt, dagegen der ebenfalls im Schlamme lebende *Xenomystus* gar keine, so daß hier noch unbekannte Bedingungen mitwirken. — Bridge (35) hebt die mächtige Entwicklung der „gill-nakers“ bei *Selache maxima* hervor.

Atemgröße. Atemtiefe.

Ueber die Atemgröße und Atemtiefe der Fische hat Winterstein (200) Untersuchungen angestellt, allerdings nur am gefesselten Fische (*Leuciscus*), dem eine Kanüle dicht in das Maul eingebunden war (vermittelst einer Vorrichtung, über die das Original einzusehen ist). Die Atemgröße betrug bei 80—170 g schweren Fischen unter gewöhnlichen Bedingungen 3000—4200 ccm in 1 Stunde, die Atemtiefe (das mittlere Volumen der Einzelatmung) 0,5—0,6 ccm. Mit steigender Temperatur nahm die Atemgröße bis zu einer gewissen Grenze zu. Ueber das Verhalten bei verschiedenem Sauerstoffgehalte des Wassers s. weiter bei Behandlung der Atemregulation.

Reflektorische Beeinflussung der Kiemenatmung.

Unter den den natürlichen möglichst ähnlichen Verhältnissen — in genügend großen und gut (am besten durch üppigen Pflanzenwuchs) durchlüfteten Aquarien können wir die Größe und Frequenz der Atembewegungen bei zahmen ruhigen Fischen verhältnismäßig konstant finden; aber da die meisten Fische unseren Erfahrungen gemäß zu den am leichtesten beeinflußbaren, höchst empfindlichen (s. auch bei Kuiper, Baglioni, Kolff, Deganello) Organismen gehören, ändern sich gewöhnlich die Atembewegungen unaufhörlich, je nachdem der Fisch leicht schwebt oder ausgiebiger schwimmt, Nahrung sucht, beobachtet usw. — Kuiper (105) gibt — auf Grund seiner ganze Monate dauernden experimentellen Untersuchungen — an, daß er (bei *Barbus, Telestes, Carassius*) oft stundenlang regelmäßige Atmung, ohne Aenderungen der Frequenz, des Rhythmus, des Ausschlages, des Tonus wahrnehmen konnte; nur muß das Wasser regelmäßig von Zeit zu Zeit erneuert werden und die gleiche Temperatur aufweisen; die Manipulationen, welche behufs Registrierung vorgenommen werden, müssen allerdings möglichst schonend sein. Baglioni hat oft gesehen, daß nach verhältnismäßig schwachen und

vorübergehenden Eingriffen (z. B. nach einstündiger Fesselung) die Fische 1—2 Tage später an allgemeiner nervöser Ueberreizung, die sich als starke Schleimabsonderung von der gesamten Hautoberfläche und ununterbrochene „Dyspnoë“ kundgab, zugrunde gingen.

Es ist bemerkenswert, daß schon durch bloße lang andauernde Registrierung, auch wenn die Methode die Tiere möglichst wenig belästigt, die Exkursionen der Atembewegungen (sowohl des Mundes, als auch der Kiemendeckel) allmählich abnehmen, wobei sich zugleich auch die Frequenz verringert, wogegen der Rhythmus regelmäßig bleibt: dies läßt sich nach Kuiper als Ermüdungssymptom auffassen. Wird die am Kiemendeckel befestigte Schreibvorrichtung plötzlich etwas belastet, so wird der Kiemendeckel nicht mehr vollständig angezogen und ganz geschlossen, und es werden nur seine hin und her erfolgenden kleinen Oscillationen aufgeschrieben (ob später infolge der ungünstigeren Wasserwechselbedingungen eine regulatorische Aenderung des Atemrhythmus hervorgebracht wird, gibt Kuiper nicht an). Dies mahnt zu großer Vorsicht bei Anwendung aller Registriermethoden (s. schon oben).

Mechanische und elektrische Reize.

Schon von Bert (25) wurde hervorgehoben, daß von Zeit zu Zeit eine abweichende Kurve auch beim ruhig atmenden Fische registriert werden kann, „un mouvement respiratoire incomplet“, ungefähr nach 4—5 etc. normalen Atemzügen; er glaubt, daß es sich also um eine regelmäßige Erscheinung handelt, durch die eine eigene Periodik des Atemrhythmus entsteht; sie kommt in allen Abschnitten des Atemapparates gleichzeitig zum Vorschein. — François-Franck (66) beschreibt ebenfalls eigentümliche rasche Atembewegungen, welche mit gewisser Periodizität aufzutreten pflegen; er bezeichnet die Erscheinung „redoublement inspiratoire“ oder auch als „mouvements respiratoires surajoutés“. Er bemerkt ausdrücklich, daß es sich dabei um einen von der normalen Atmung wesentlich verschiedenen Mechanismus handelt: das Operculum hebt sich da während des Herabsinkens plötzlich wieder ab, der Mund geht von seiner Schließungsphase plötzlich zur Eröffnung über, wobei aber die Kiemendeckelbewegung früher als die Mundbewegung beginnt — es dringt dann eine ziemlich große Wassermenge durch die Kiemendeckelspalte in die Kiemenhöhle ein (was sich vermittels Tusche nachweisen läßt), wobei zugleich die Randmembran des Operculums aktiv heftig abgehoben wird (s. oben). Wie ersichtlich, spricht François-Franck dieser koordinierten Bewegung die Bedeutung eines Reinigungsreflexes zu; sie läßt sich viel öfter beim befestigten als beim frei schwimmenden Fische beobachten.

Gelegentlich seiner Untersuchungen über die peripheren Faktoren des Atemrhythmus bei den Haien hat Bethe (27) bei stärkeren mechanischen und elektrischen Reizen verschiedenartig die Atembewegungen verstärkt oder gehemmt gesehen; insbesondere verdient an dieser Stelle hervorgehoben zu werden, daß exspiratorische Hemmungen zustande kamen: je näher den Kiemen die gereizte Stelle lag, um so leichter ließen sich Exspirationen hervorrufen; die Berührung einer Kiemenspalte kurz vor einer normalen Exspiration bewirkte, daß das Wasser mit ganz besonderer Kraft ausgetrieben wurde; auf diese Weise werden also die Kiemen vor Verunreinigung

geschützt (bei den vagotomierten Tieren wurden dieselben bald mit Schleimflocken etc. gefüllt).

van Rynberk (159) hat bei den Knochenfischen (*Pagellus mormyrus*, *Sargus vulgaris*) durch mechanische Reizung des Körpers eine kurze Atemeinstellung in forcierter Inspiration, von den Kiemenspalten und der Mundhöhle aus eine solche in Exspirationslage hervorgerufen (was zuweilen auch z. B. von der Dorsalflosse aus geschehen kann). Eingehender hat er die Knorpelfische (*Scyllium*) untersucht, wo die Atemreflexe bemerkenswert konstant und prompt vorkommen: es wird da schon durch leichte mechanische Reizung der Haut eine — tiefere als in der Norm — Inspiration herbeigeführt, mit einer nachfolgenden Pause, wonach oft eine — stärkere als in der Norm — Exspiration folgt (van Rynberk meint, daß die endoorale Registriermethode Bethes diesem nicht erlaubt hatte die vorangehende inspiratorische Reaktion wahrzunehmen). Nach der Reizung der Kiemenspalten, der Kiemendeckel, der Spritzlöcher, des Mundes und der Nasenöffnungen erfolgt ein rascher vollständiger Schluß der Kiefer (während bei der normalen Atmung die Mundöffnung weder vollständig geschlossen noch geöffnet wird, sondern nur um die Mittellage oscilliert), sowie der nicht gereizten Oeffnungen, worauf eine kräftige Ausstoßung von Atemwasser durch die gereizte Atemöffnung erfolgt, „riflesso espulsivo“ (für die Spritzlöcher genügt eine ganz schwache Reizung ihrer Ränder, dasselbe gilt für die Kiemenspalten, wo aber auch die Reizung der angrenzenden Hautflächen wirksam ist, während die Mundöffnung stärkere Reize erfordert; Nasenlöcherreizung bewirkt das Ausstoßen des Wassers aus dem Munde). Der Exspirationsreflex läßt sich in jeder Atemphase auslösen. (Auch die Reizung der Hornhaut ruft ihn hervor.) — Chronophotographisch hat François-Franck (69) diesen Schutzreflex der Fische aufgenommen, indem er das Atemwasser mit weißer Gouache usw. färbte.

Von Kuipers (105) systematischen Untersuchungen führen wir an dieser Stelle folgende von ihm beschriebenen Modifikationen der Bewegungen des Atemapparates an: a) Die „Schluckbewegung“: es wird bei geschlossener Kiemendeckelspalte die Mundbewegung vollführt, ohne Regurgitierung des Wassers (der Verf. konnte diese Bewegung auch durch ganz leichte Berührung der Mundspalte auslösen), b) „Das Husten“: dieses tritt insbesondere auf, wenn kleine Schleimpfröpfchen im Atemwasser schweben (insbesondere in lange ungewechseltem Wasser), oder wenn eine Luftblase in die Mundhöhle eindringt (dann auch in kohlensäuregeschwängertem Wasser, s. weiter); es werden zwei Typen, ein „Husten nach hinten“ und ein „Husten nach vorn“, unterschieden. Bei dem ersteren kommt nichts aus dem Munde heraus: in jeder Phase der Mundschließung kann eine schnelle Eröffnung und Schließung des Mundes, also eine erneute Wasseraufnahme stattfinden, mit vermehrter Auspressung von Wasser nach hinten verbunden (die entsprechende Ausatmungsphase des Kiemendeckels wird in ihrem Verlaufe abgeändert); bei dem zweiten Typus geht im Moment der größten normalen Oeffnung des Kiemendeckels dieser noch weiter auf (während der Mund nur sehr wenig geöffnet wird), nachher schließt sich der Kiemendeckel schnell, und unmittelbar darauf folgt noch eine intensivere Einatmung durch den Mund: nur bei diesem Typus geht, wie François-Franck dies angegeben hat, die Kiemendeckelbewegung der des Mundes voran.

Beim „Husten nach vorn“ erscheint zuerst eine mächtige Inspiration (der Mund wird exzessiv geöffnet zugleich mit einem erneuten Oeffnen des Kiemendeckels) und dann eine kräftige Ausatmung. — Kuiper wendet sich da (s. auch schon oben) gegen die von François-Franck angenommene aktive Tätigkeit der Kiemendeckel-Randmembran; doch indem er selbst zugibt, daß die Spannung und Wölbung der letzteren immer reflektorisch (also aktiv, d. h. vermittels der Muskeln) vom Innen- und Außendrucke des Wassers beeinflußt wird, weicht er von François-Franck nur darin ab, daß er das Umklappen nach innen als eine Folge der Ansaugung ansieht, daneben aber auch vom Umklappen nach außen spricht, welch letzteres wiederum durch das ausströmende Wasser (reflektorisch) ausgelöst werden soll (wenn wir seine unklare Schilderung richtig verstehen).

Weiter beschreibt Kuiper c) die „Schwingungsreflexe“, hervorgerufen durch „Schwingung“ des Wassers bei Beklopfen des Gefäßrandes oder Erschütterungen im Zimmer: der Kiemendeckel wird am Ende des Oeffnens noch etwas weiter abgehoben und erst dann geschlossen, während durch den zur Schließung geneigten Mund keine neue Einströmung von Wasser stattfindet.

van Rynberks Ergebnisse an Knochenfischen deutet Kuiper (105) in dem Sinne um, daß bei den Körperhautreizen die Atembewegung des Kiemendeckels in maximaler Oeffnungsstellung, bei den Kopfhautreizen in maximaler Schließungsstellung eingestellt wird (nach Kuipers Auffassung der Kiemendeckelbewegung, s. oben, handelt es sich in beiden Fällen um exspiratorische Reflexe). Kuiper selbst hat durch seine Versuche das verschiedene Verhalten der Atemreflexe bei der Reizung des Kopfes und der Körperoberfläche bestätigt. Bei Berührungen der Rumpfoberfläche findet man Neigung, den Mund zu schließen und geschlossen zu halten, während die Kiemendeckel in einer Ruhestellung verharren, welche die Mitte hält zwischen dem Ganzgeschlossensein und Ganzgeöffnetsein; bei etwas stärkeren Reizen treten dabei Flossen- und Schwanzbewegungen auf, endlich auch Bewegungen des ganzen Körpers: dies läßt sich als graduelle Erscheinungen der Tendenz deuten, aus der Sphäre des Reizes wegzuschwimmen, wobei die Schließung des Mundes, die Halböffnung der Kiemendeckel, kurz die exspiratorische Atemeinstellung als Einleitung zu diesem Akte aufgefaßt werden kann. — Von den Kopfteilen können mehrfache Reflexe ausgelöst werden. Bei Berührung des Innern der Kiemenhöhle und der Mundspalte entsteht eine andauernde Schließung der Kiemendeckel, während sich der Mund einige Male schnell öffnet und schließt: darin sieht der Autor eine Verteidigung der Mundkiemenhöhle, bei der zuerst die Kiemendeckel zum Schutze der Kiemen geschlossen werden und eine vermehrte Wasseraufnahme zur Durchspülung der Mundkiemenhöhle stattfindet. Bei Berührung der Brustflosse kommt ein ähnlicher Bewegungskomplex zustande, nur geht dann die Schließung des Kiemendeckels der Aufnahme von mehr Wasser zur Ausspritzung voran (also: ein Schutz des bedrohten Kiemenapparates und ein folgender Spritzakt nach hinten). Es kann aber auch eine Modifikation erscheinen, wie beim „Husten nach vorn“, d. h. ohne die schützende Schließung der Kiemendeckel. Endlich kommt auch bei Berührung des Mundinneren zuweilen ein Reflex zum Vorschein, der dem Schluckakte völlig ähnelt (s. oben). — Die elektrischen, fein abstufbaren Reize gestatten, die verschiedenen

Abstufungen der Reaktionen zu studieren, und vervollständigen dadurch in sehr geeigneter Weise die Ergebnisse der mechanischen Reizungen.

Ueber durch Wasserströmungen während des Wasserwechsels (s. weiter) zustande kommende Vermehrung der Respirationstätigkeit bei *Carassius* hat Westerlund (196) gelegentlich Beobachtungen angestellt.

Von Baglionis (19) ausgedehnten Untersuchungen wollen wir zuerst die Ergebnisse anführen, welche die bisher zitierten Daten betreffen. Durch mechanische Reizung z. B. der äußeren Fläche der Branchiostegalmembran (*Scorpaena scrofa*) wird ein reflektorischer Atemstillstand hervorgerufen. Von den ökologisch bedeutungsvollen

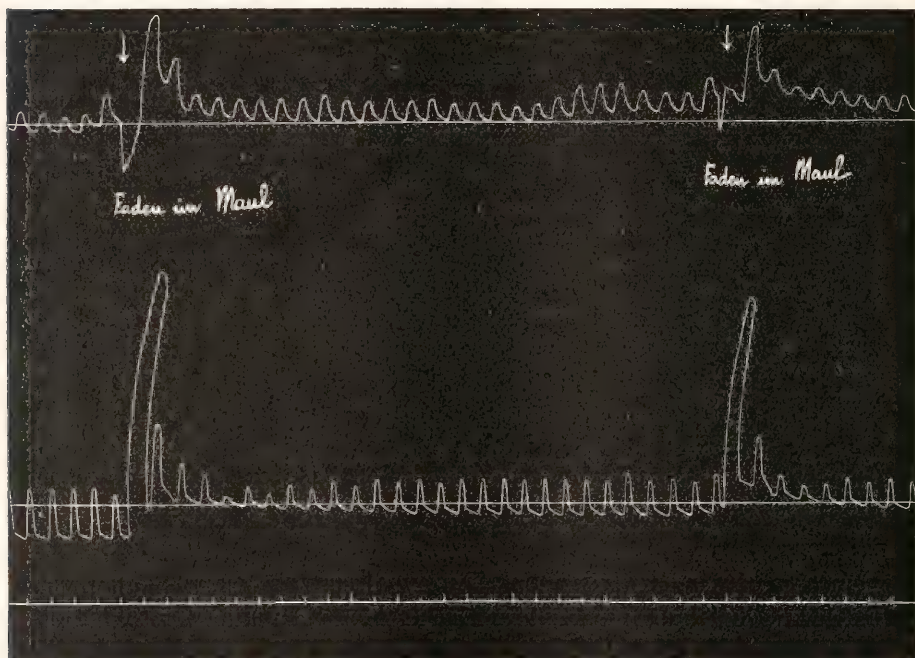


Fig. 108. Atemrhythmus und seine Aenderung nach mechanischer Reizung der Mundschleimhaut bei *Scyllium canicula*. (Nach Baglioni, 19.) Oben Mundbewegungen (des Unterkiefers), in der Mitte Atembewegungen der zwei zusammengenähten Ränder der Wände der zwei ersten Kiemenspalten, unten Zeitkurve (Sekunden); zwei Ausspeireflexe (Faden im Maul, s. Text), nach jedem erfolgt ein Zusammenpressen des Unterkiefers.

Reaktionen hat der Autor insbesondere die Reflexvorgänge untersucht, welche dahin streben, die schädliche Reizursache aktiv vom Körper zu entfernen: er nennt sie „Ausspeireflexe" (Fig. 108); es handelt sich da um ein Analogon des Hustens oder des Niesens der höheren Wirbeltiere. Gelangt z. B. ein dünner vor der Maulöffnung gehaltener Baumwollfaden mit seinem schwimmenden Ende mit dem Inspirationsstrome in die Mundhöhle hinein, so sieht man oft unmittelbar die Atembewegungen eingestellt werden (es sei denn, daß die Tiere dyspnoisch sind), es folgt eine forcierte Inspirationsstellung und eine

plötzliche maximale Verengerung des Kiemendeckel- und Branchiostegalapparates bei stark geöffnetem Maul (gewöhnlich beobachtet man gleichzeitig eine maximale aktive Erweiterung des Maules); diesen Reflex sieht man oft auch bei frei im Aquarium schwebenden Fischen. Auch durch Luftblasen wird der letztere leicht hervorgerufen (s. noch weiter das Verhalten der Fische in der Luft); der Autor deutet das sogenannte „Luftschnappen“ der Fische an der Wasseroberfläche ebenfalls als Ausspeireflexe: die in die Atemhöhle eingezogene Luft wirkt als Fremdkörper und löst den eben geschilderten Bewegungskomplex aus (es handelt sich also gar nicht um „Schlingbewegungen“); es scheint, daß dieser Ausspeireflex bei Lufteinwirkung bei einigen Fischgruppen fehlt (s. Muräniden im spez. Teile — außerdem wohl auch bei den fliegenden Fischen, z. B. *Exocoetus*, und bei luftatmenden Fischen, s. weiter); über die Knorpelfische s. im spez. Teile. Aber Babák (11) und Winterstein (200) haben dieses Verhalten anders erklärt, s. weiter; auch können wir täglich beobachten, daß in den Aquarien viele Fische mit Vorliebe fein verteilte Luftblasen in ihre Atemwege aufnehmen. — Ueber die vom Auge ausgehenden Einflüsse auf den Atemrhythmus s. z. B. Baglioni.

Thermische Reize.

Ueber die Beeinflussung der Atmung durch thermische Reize, sofern diese reflektorisch wirken, liegen nur vereinzelte Angaben vor, wie denn überhaupt die thermische Reizbarkeit der Fische eigentlich nur von Hofer eingehender untersucht worden ist. Bethe (27) bemerkt, daß bei den Haifischen in höher temperiertem Wasser der Atemrhythmus schneller wird, aber nicht in dem Moment, wo das wärmere Wasser die Kiemen berührt, sondern die Beschleunigung bildet sich ganz allmählich im Laufe von Minuten aus; in gleicher Weise tritt die Verlangsamung beim Uebertragen in kälteres Wasser allmählich ein; es handelt sich also nicht um periphere, sondern um zentrale Beeinflussungen (Aenderungen der Gehirntemperatur, s. weiter). Kuipers (105) Untersuchungen betreffen den Einfluß einer plötzlichen Aenderung der Wassertemperatur (sonst s. weiter): unmittelbar nach Ersatz des Wassers von 15° C durch solches von 22° C sank bei einem 50 g schweren *Barbus fluviatilis* die Frequenz von 108 auf 100 in 1 Minute, mit gleichzeitiger Abnahme der Exkursionen, dann folgte während 12 Sekunden eine Sistierung der Atmung, endlich erschienen schwache langsame, zuerst durch einzelne heftige Körperbewegungen unterbrochene Atembewegungen, deren Frequenz und Größe allmählich anstieg (bis 168 in 1 Minute). Nach plötzlicher Rückkehr des kühlen Wassers wurde die Exkursionshöhe sofort niedriger, nach einer vorübergehenden Atemeinstellung, nebst einigen Unregelmäßigkeiten, traten wieder größere Atemzüge, deren Frequenz und Höhe allmählich abnahm, auf. — Durch plötzliche Abkühlung (z. B. von 12,6° auf 3° C) wurde nach einigen Sekunden, in denen heftige Bewegungen zustande kamen, eine mehrere Minuten dauernde Ateminhibition (hie und da durch Bewegungen unterbrochen) beobachtet, worauf der Atemrhythmus spontan (oder auch auf Berührung) mit verkleinerter Frequenz und Exkursionshöhe einsetzte; erst nach längerer Zeit waren verschiedene Unregelmäßigkeiten verschwunden und ein regelmäßiger langsamer und niedriger Atemrhythmus aufgetreten.

— Durch parallele Versuche, bei denen gleich temperiertes Wasser eingelassen wurde, wurden keine solchen Erscheinungen bewirkt. — Bei der geringen Größe der von Kuiper verwendeten Fische bleibt es sehr zweifelhaft, ob man diese Ergebnisse nur als peripher bedingt auffassen kann. Wir wollen später über den Einfluß der Temperatursteigerung des ganzen Fischkörpers auf den Atemrhythmus ausführlicher berichten. — Neuerdings hat Polimanti (136) wahrscheinlich gemacht, daß durch Abkühlung auch Ausspeireflexe ausgelöst werden können: bei dem nur in der heißen Zeit im Neapler Golf vorkommenden *Apogon rex mullorum* erscheinen bei 10 ° C fast rhythmisch (je auf 8—10 Respirationen) „Husten“-Bewegungen.

Regulation der Atmung durch periphere nervöse Einflüsse.

Durch die Reize, welche insbesondere bei der Berührung der Haut- und Schleimhautflächen zustande kommen, werden die Bewegungen des Atemapparates der Fische weitgehend beeinflußt. Nun können wir aber auch die ganz normalen Reize, welche der Kontakt der Körperflächen mit dem Wassermedium immerwährend erzeugt, in ihrer Beziehung zum Atemmechanismus in Betracht ziehen. Damit betreten wir ein Gebiet, in dem sehr komplizierte Bedingungen herrschen: das Problem des Zustandekommens des Atemrhythmus. Wir wollen zuerst die bisherigen Arbeiten, welche die reflektorische Seite der Fragen betreffen, anführen, und zwar an erster Stelle diejenigen, welche die Beziehung des Atemrhythmus zum Wassermedium behandeln. Auch hier handelt es sich schon um komplizierte Verhältnisse: das Wassermedium wirkt einerseits mechanisch, als Flüssigkeit von gewisser Dichte, andererseits chemisch, insbesondere als Lösung von Sauerstoff, auf den Fischkörper ein. Durch mechanische und chemische Beeinflussung werden reflektorische Reize hervorgebracht, durch den Sauerstoff- event. Kohlendioxydgehalt kommen sekundär auch Aenderungen des Gasgehaltes im Blute zustande, wodurch der Atemrhythmus durch zentrale Reizung abgeändert werden kann. — Ueber die Folgen der Kokainisierung der Schleimhäute der Atemwege s. weiter bei der Schilderung des zentralen Atemmechanismus.

Den intimen Mechanismus der reflektorischen Beeinflussungen der Atmung bei Fischen hat zuerst Deganello (50, 51) eingehender zu erforschen versucht (s. schon oben über seine Darstellung der Atemmuskeln der Knochenfische); von den früheren Forschern ist nur Bethe (27) anzuführen, der die Bedeutung des Vagus und Facialis für die Atembewegungen bei den Knorpelfischen untersucht hat (s. den spez. Teil).

Bezüglich der anatomischen Angaben über die die Atemmuskeln versorgenden Nerven verweisen wir auf die Arbeit von Deganello, wo auch die Methoden, wie die verschiedenen Nerven behufs Operationen aufzufinden sind, ausführlich geschildert werden, und beschränken uns an dieser Stelle darauf, die hauptsächlichsten Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen dieses Autors anzuführen, wobei wir auch auf die wesentlichsten anatomischen (Fig. 109) Tatsachen hinweisen wollen. Die Aenderungen der Atembewegungen nach Durchschneidung oder Zerreißung der verschiedenen Nervenzweige konnten in den Kurven registriert werden; um möglichst brauchbare Ergebnisse zu gewinnen, hat der Autor vor der Operation den bezüglichen Nerven herauspräpariert, dann nach Beruhigung des Fisches normale Atem-

kurven aufgenommen und nun ohne weitere größere Störungen den vorbereiteten Nerven durchtrennt und den darauf folgenden Atemverlauf verzeichnet. Die Registrierung erfolgte nach der von VAN RYNBERK ausgearbeiteten bewährten Methode.

1) Nervus trigeminus (V.): Einseitige oder beiderseitige Durchschneidung des R. ophthalmicus in der Orbita ist ohne Einfluß auf den Atemrhythmus (sein Bereich: insbesondere die Oberlippe). Die Durchschneidung des N. maxillaris superior (in der Orbita), insbesondere beiderseitig, verringert die Frequenz der Atembewegungen und drückt hauptsächlich die Größe der Unterkieferexkursionen herab: dieser Nerv versorgt die obere Mundschleimhaut und die Oberlippe, und hat also sichtlich einen wichtigen Einfluß auf die Atemzentren. Werden nebst dem N. max. sup. auch der R. ophthalmicus und der R. lateralis vagi (s. weiter unten; die alleinige Durchtrennung eines der beiden hat keine Folgen) auf einmal durchtrennt, so ist die Schädigung der Atembewegung stärker, was sich durch einen ausgedehnteren Ausfall zentripetaler Impulse erklären ließe (während bei Erhaltung der Nn. max. sup. die Durchtrennung der Rr. ophth.

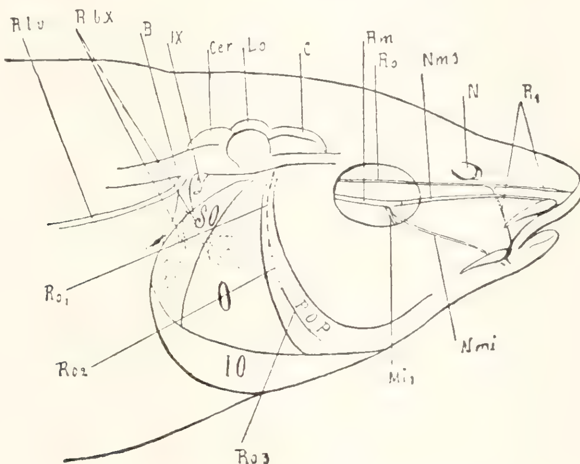


Fig. 109. Zentrifugale und zentripetale Nerven des Atmungsapparates bei *Barbus fluviatilis* und *Telestes muticellus*. (Nach DEGANELLO, 51.) *Ro* ramus ophthalmicus, R_1 seine Aeste, *Rm* r. maxillomandibularis, *Nms* n. maxillaris sup., *Nmi* n. max. inferior (mandibularis), Mi_1 Aeste des letzteren (für den m. adductor mandibulae), Ro_1 r. opercularis an der medialen Fläche des praeoperculare *POP*, Ro_2 derselbe im Knochenkanal des *POP*, Ro_3 derselbe an der lateralen Fläche des *POP*, *IX* n. glossopharyngeus, *Rbx* rami branchiales n. vagi, *Rlv* lateralis vagi, *O* operculare, *SO* suboperculare, SO interoperculare, *N* fossa nasalis.

und Rr. lat. vagorum ohne Folgen ist, was durch das weitgehende Uebergewicht der Nn. max. sup. erklärt werden könnte), obwohl auch das ausgedehnte Trauma berücksichtigt werden muß. — Die beiderseitige Durchschneidung des N. mandibularis hat verschiedene Folgen je nach dem Orte der Durchtrennung; außerhalb (ventral von) der Orbita: keine — in der Orbita unterhalb der Trennung vom N. max. sup.: Frequenz bleibt unverändert, oder etwas verstärkt, der Unterkiefer vollführt geringere, die Opercula größere Exkursionen — in der Orbita an der Abgangsstelle des N. max. sup.: Unbeweglichkeit des Unterkiefers, während die Opercula normal weiterschlagen; es handelt sich da um Zweige für den M. adductor mand. Einseitige Durchschneidung des N. maxillomandibularis vor seinem Eintritt in die Orbita führt zu Herabsetzung der Atemfrequenz und der Ausschlagsweite

der Unterkiefer- und Opercularbewegungen derselben Seite, während das andere Operculum stärker ausschlägt, wohl zur Kompensation; nach beiderseitiger Durchtrennung erfolgt Stillstand des Unterkiefers und der Opercula. Wird die Durchschneidung in der Orbita vollführt, so ist das Ergebnis ähnlich, nur daß die Kiemendeckel mehr oder minder normal weiterschlagen (je nachdem inwieweit die Abgangsstelle des N. ad M. dilatatorem operculi beschädigt wurde).

2) Nervus facialis (VII.): Die einseitige Durchschneidung des R. opercularis längs seinem Verlaufe vom Schädel zum Kiemendeckel beeinflußt weder die Frequenz noch die Amplitude der Atembewegungen, da die Aeste zum M. adductor operculi und M. levator operculi sich schon oben abgezweigt haben; die Zerreißung führt aber zu Verringerung (bis Einstellung) der Bewegung des gleichseitigen Operculums, während der Unterkiefer sich etwas stärker bewegen kann (eine umgekehrte Kompensation s. oben beim N. mandibularis). Die beiderseitige Zerreißung bewirkt Unbeweglichkeit der Kiemendeckel, während der Unterkiefer noch einige Stunden allein sich bewegt.

3) N. glossopharyngeus (IX.) und vagus (X.). Ueber den R. lateralis vagi s. schon oben. — Einseitige Durchschneidung der Rr. branchiales verringert die Frequenz und Größe der Unterkiefer- und Kiemendeckelexkursionen, was noch stärker nach beiderseitiger Durchtrennung und insbesondere Zerreißung zutage tritt, wo nach 20—30 Minuten die Atmung sogar eingestellt wird.

DEGANELLO hebt mit Nachdruck hervor, daß (im Gegensatze zu den höheren Wirbeltieren) bei den Teleostiern nicht nur der Vagus (Schleimhaut der Kiemenbogen), sondern auch der N. maxillaris superior (Mundschleimhaut, Oberlippe) „einen tonischen und vor allem erregenden“ Einfluß auf die Atemzentren besitzt. Wie bei den Säugetieren, so nimmt auch bei den Teleostiern nach Durchtrennung des Vagus die Atemfrequenz ab, aber während bei den ersteren die Amplitude sich vergrößert, wird sie bei den letzteren verringert. Allerdings ist bei der Durchtrennung der Branchialäste auch zugleich an die Lähmung mehrerer Muskeln der Kiemenbogen zu denken, welche vom N. IX. und X. innerviert werden und deren Lähmung auf die mit den Bewegungen der Kiemenbogen verbundenen Unterkiefer- und Kiemendeckelbewegungen hindernd einwirken könnte.

Verhalten der Atembewegungen in der Luft und in fremden Flüssigkeiten.

Das Verhalten eines aus dem Wasser gehobenen Fisches ist Gegenstand einer Reihe von Untersuchungen gewesen. Schon FLOURENS (61) hat hervorgehoben, daß außerhalb des Wassers Atembewegungen bei Fischen vorkommen, und diese Tatsache gehört zu den alltäglichen Erfahrungen. Es entstand aber trotzdem eine wissenschaftliche Kontroverse darüber. GRÉHANT und PICARD (73) haben angegeben, daß ein im normalen Wasser befindlicher Fisch nicht atmet, sobald er mit der „extrémité du museau“ außerhalb des Wassers gehalten wird; sobald aber diese Körperregion mit Wasser in Berührung kommt, so atmet das Tier unaufhörlich, auch wenn der übrige Körper in (feuchter) Luft verbleibt. Es ist nicht klar, ob die Autoren an den Reiz der bloßen Berührung der proximalsten Kopfregion mit Wasser gedacht haben, oder an den Sauerstoffreiz des Wassers; wohl eher an das erstere. — SCHÖNLEIN und WILLEM (165) experimentierten an Knorpelfischen außerhalb des Wassers, indem sie durch die Spritz-

löcher einen beständigen Wasserstrom einführten; wurde dieser eingestellt, so verschwanden die Atembewegungen; das gleiche hat Bethe (27) gesehen und erklärt, daß der andauernde Kontakt des Wassers mit der Schleimhaut der Atemhöhlen einen fortdauernden Reiz für das Zustandekommen der Atembewegungen abgibt; im gleichen Sinne spricht wohl François-Franck von Aufhebung der Atembewegungen („effet suspensif") bei Knochenfischen in der Luft.

Demgegenüber sah Noè (127), daß bei in der Luft atmenden Fischen der Rhythmus ganze Stunden lang ziemlich regelmäßig weitergehen kann, insbesondere die seßhaften Fische (*Blennius*, *Lepadogaster*, *Gobius*, *Scorpaena*) sollen 1 bis über 4 Stunden in der Luft atmen, zuerst langsam (etwa ein Atemzug in 1 oder 1,5 Sek.), dann schneller, während die frei schwebenden empfindlicher sein sollen; Baglioni (17) hat gesehen, daß abgetrennte Köpfe von Haifischen in einer feuchten Kammer längere Zeit Atembewegungen aufweisen, besonders wenn das Gehirn in der Sauerstoffatmosphäre freigelegt wird: es besteht zuerst ein etwa auf die Hälfte verlangsamter Atemrhythmus; noch nach mehr als 1 Stunde lassen sich Spuren eines Rhythmus beobachten. Ishihara (86) sah, daß bei *Crenilabrus griseus*, *C. pavo* und *Sargus annularis* in der Luft die Atembewegungen nur vorübergehend eingestellt werden, aber nachher ein mitunter sogar regelmäßiger Atemrhythmus auftritt; bei *Carassius vulgaris* erscheint nach Westerlund (196) in der Luft sogleich eine Vergrößerung der Exkursionen; bei längerem Verbleiben außerhalb des Wassers (15—20 Min.) wird der Atemrhythmus fast normal, um erst nach einigen Stunden zu verschwinden.

Kuiper (105) weist zuerst auf die ganz geläufige Erfahrung hin, daß Fische außerhalb des Wassers Atembewegungen aufweisen (er bemerkt, daß allerdings die Randmembran nicht vom Leibe abgeklappt wird, angeblich deswegen, weil der sonst wirkende Druckreiz des ausströmenden Wassers ihre reflektorische Bewegung nicht auslöst — aber es ist dies wohl nur eher eine Folge der Adhäsion und der unausgiebigen Kiemendeckelexkursionen, s. weiter unten). In seinem Versuche hat er nach Ablaufen des Wassers bei *Barbus* nach einzelnen heftigen Bewegungen ganz gleiche Verhältnisse des Rhythmus, der Frequenz und der Höhe der Mund-Atembewegungen durch einige Zeit registriert (die Form der Atemkurven war aber, wie man an den beigelegten Abbildungen sieht, verändert — nach der Rückkehr des Wassermediums wurden sehr mächtige und frequentere Bewegungen aufgezeichnet).

Baglioni (19) weist nach, daß die nach Wasserentziehung z. B. bei *Hippocampus*, *Balistes*, *Conger*, *Scyllium* zuerst erscheinende Sistierung der Atmung als reflektorische Hemmung (gewöhnlich in mittlerer Inspirationsstellung) aufzufassen ist (zugleich erscheint auch Herzstillstand — über die Synchronie der Herz- und Atembewegungen der Knochenfische s. weiter unten — der aber bald unterbrochen wird); nach einiger Zeit, je nach den Bedingungen desselben Tieres oder je nach den verschiedenen Fischarten, erscheinen wiederum Atembewegungen, die im wesentlichen denjenigen in der Norm gleichen, aber durch längere Pausen getrennt sind; aber die Maulklappen funktionieren dabei nicht mehr, die Branchiostegalklappen nur in äußerst seltenen Fällen (bei *Conger* werden sie manchmal durch

die Luftströmung geöffnet), da es sich da um sonst passiv durch Wasserströmungen bewegte Organe handelt. Diese Atembewegungen erscheinen sehr bald (schon in einigen Minuten im Sommer) bei den drei ersten von Baglioni aufgestellten Typen der Knochenfische, bei *Conger* und *Balistes*, bedeutend später bei den Knorpelfischen, am spätesten bei den Syngnathiden. Bei *Serranus*, *Labrus*, *Scorpaena*, *Balistes* u. a. dauert die nach Eindringen von Luft in die Mundhöhle erfolgende Atemeinstellung überaus kurz, da sehr bald heftige (denjenigen bei Fremdkörpern im Atemwasser im wesentlichen gleiche) Ausspeireflexe (mit eigentümlichem Geräusch verbunden) hervorbrechen, wobei aus der Maulöffnung die in den Atemhöhlen zurückgebliebene Wassermenge ausgetrieben wird; solche Bewegungen wiederholen sich noch weiter, solange das Tier in der Luft verbleibt und weiterzuleben vermag; nach Aufhören einer solchen Periode der Atemreflexe erscheint immer der verlangsamte, eben erwähnte Atemrhythmus wieder. (Ueber das abweichende Verhalten der Muräniden s. im spez. Teile.) 3) Die normalen Atembewegungen treten auf, sobald dem Fische Gelegenheit geboten wird, seine Atemhöhle wieder mit Wasser zu füllen; es genügt z. B. *Hippocampus* oder *Balistes* nur mit dem vordersten Abschnitt des Maules ins Wasser zu tauchen, um ununterbrochenes Einpumpen von Wasser in die Atemhöhlen zu bewirken, so daß bei jeder Exspiration aus jedem Kiemenhöhlenausgange ein Wasserstrahl herausspritzt. Es genügt aber nicht, daß das Wasser nur mit der äußeren Haut der Schnauze in Berührung kommt, sondern es muß das Wasser auch in die Atemhöhle eindringen (ist die letztere mit Luft erfüllt, so kommt die normale Atemtätigkeit nicht zum Vorschein).

Baglioni (19, 21) meint, daß die Süßwasserfische ebenfalls ein verschiedenes Verhalten gegenüber der Luft aufweisen werden, im allgemeinen vielleicht sogar weniger darauf reagieren werden als Meeresfische, da sie eben in ihrem Leben viel mehr Gelegenheit haben mit der Luft in Berührung zu kommen. Für den Uebergang zur Luftatmung ist das Verschwinden dieser Reflexe eine Vorbedingung (s. weiter unten, sowie im spez. Teile: Muräniden, *Exocoetus*, *Dactylopterus*).

Weitere Versuche haben Baglioni gezeigt, daß *Scyllium* (*catulus*, *canicula*), *Mustelus*, wenn ihre Schnauze in Süß- oder destilliertes Wasser eingetaucht wurde, nur auf kurze Zeit Atembewegungen aufweisen, wonach Ausspeien der Flüssigkeit, Atemstillstand und allgemeine Abwehrbewegungen des ganzen Körpers eintraten (s. auch für Süßwasser bei Schönlein und Willem), während bei *Hippocampus*, *Solea*, *Serranus*, *Blennius*, *Conger*, *Corvina* u. a. der Atemrhythmus ungestört weiterging.

Damit könnte man in Beziehung bringen, daß die Süßwasserfische fast sämtlich Knochenfische sind, und daß Knochenfische des Meeres oft in Süßwasser wandern (Aal), während Knorpelfische nur ausnahmsweise im Süßwasser vorkommen; die inneren Körperflüssigkeiten der Selachier stehen in bezug auf ihre physikalisch-chemischen Eigenschaften denjenigen des Seewassers viel näher, als es bei den Knochenfischen der Fall ist.

Auch ein mit seiner Schnauze in Kuhmilch oder in verdünntes defibriniertes Ochsenblut eingetauchter *Hippocampus* (oder *Gobius paganellus*, *Balistes capriscus*, *Syngnathus acus*) wies die Frequenz und Intensität des normalen Atemrhythmus auf, während reines Olivenöl

den Atemstillstand nicht aufzuheben vermag. Das Wasser (oder seine Lösungen) stellt also einen spezifischen adäquaten peripheren Reiz für das Auftreten des Atemrhythmus nach seiner Sistierung durch Wasserentziehung dar. Diese letztere Ansicht wird auch durch die alten Versuche von Gréhant und Picard gestützt (s. p. 622)

Baglionis Versuche hat dann Lombroso (112, 113) mit Vaselin-, Süßmandel- und Olivenöl fortgesetzt; *Barbus fluviatilis*, *Telestes muticellus* verhalten sich da merkwürdig indifferent; nach den anfänglichen Abwehrbewegungen kommt ein regelmäßiger Atemrhythmus zustande, nur durch Expulsions- oder Hustenbewegungen zeitweise unterbrochen; die zuerst geringe Frequenz, verbunden mit mächtigeren Exkursionen, geht fast in normale Verhältnisse über; später haben die Fische die Tendenz, die Flüssigkeitsoberfläche zu erreichen, die Atmung wird dyspnoisch („movimenti respiratorî esagerati"), endlich verkleinern sich die Atembewegungen und nur die Kiemendeckel bewegen sich merklicher, während die Mundöffnung fast unbeweglich in halbgeöffneter Stellung verharrt. Baglioni (21) nimmt gegen diese, anscheinend abweichenden Ergebnisse mit Recht Stellung, indem er Lombrosos gegen ihn gerichteten Schluß, daß „es durchaus nicht wahr ist, daß das Wasser den einzigen peripherischen, spezifischen, notwendigen Reiz für das Eintreten von wohlkoordinierten Atembewegungen darstelle", zurückweist. In seinen Resultaten handelte es sich nur um die Rückkehr der Atembewegungen im Wasser bei denjenigen Fischen, deren Atmung bei Wasserentziehung eingestellt worden war, wogegen Lombrosos Versuchstiere, wie es an ihnen schon andere Beobachter gesehen hatten, auch in der Luft weiteratmeten, selbstverständlich also auch im Oel.

Neuerdings hat van Rynberk (160) bei keinem unter Paraffin- oder Süßmandelöl gebrachten Exemplare von *Hippocampus antiquorum* eine längere Atemhemmung zu entdecken vermocht; er wendet diese Tatsache wie Lombroso mit Unrecht gegen Baglioni ein, der doch vom Wasser als spezifischem adäquaten peripheren „Reize" für das Auftreten der Atembwegungen nicht im allgemeinen, sondern bloß in den Fällen gesprochen hat, wo in der Luft ein andauernder Atemsstillstand erschienen war (s. übrigens auch die Angaben von Gréhant und Picard in betreff der Atemeinstellung bei in sauerstofffreiem Wasser erstickenden Fischen, wo die Autoren allerdings an eine chemische Wirkungsweise des Wassers gedacht hatten). Es wäre besser, wenn man da nicht von „Reiz", sondern von „Bedingung" sprechen würde.

Aus den von Lombroso beigelegten Kurvenbildern scheint hervorzugehen, daß der Verlauf der Atembewegungen im Oel weit mehr dem Verhalten im Wasser sich nähert, als es bei der Atmung in der Luft der Fall ist.

Ueber das Verhalten der Fische und insbesondere der Atembewegungen in der Luft und nach der Rückkehr ins Wassermedium hat auch Kolff (97) in ihrer Arbeit über die Herzphysiologie einige Angaben gemacht: wir können insbesondere die von ihr sichergestellte Tatsache hervorheben, daß es sich bei den verschiedenen Reaktionen des Fisches nach Trockenlegung eben um Reizung der Atemwege, nicht der Körperhaut handelt; die Entfernung des Wassers bei Fischen, deren Kiemen mit einem beständigen Wasserstrom durchspült wurden, hatte angeblich keinen Einfluß auf die Atem- (und

Herz-)Bewegungen, wogegen sonst bedeutende Aenderungen des Herzrhythmus auftreten. Dieses Ergebnis an denselben Fischen gewonnen (*Barbus*, *Telestes*), welche KUIPER (105) benutzt hatte, ist etwas befremdend. — Denn KUIPER hat über unveränderten Atemrhythmus, nach Ablauf der ersten Unruhe in der Luft, wie im Wasser berichtet, obwohl er keine künstliche Atmung angewendet hatte. Uns scheinen die von KOLFF angegebenen Ergebnisse wahrscheinlicher zu sein. Wir finden da z. B. nach Entfernung des Wassers die Zahl der Atembewegungen bei *Telestes* von 58 auf 105 in 1 Minute vergrößert, auch die Exkursionen größer, nachher werden heftige (wohl Abwehr-)Bewegungen des Mundes beobachtet, nach 5 Minuten wird der Fisch ins Wasser gelegt und es sinkt nach 5 Minuten die Frequenz auf 66, wobei die Exkursionen wieder kleiner, aber doch größer als vor dem Entfernen des Wassers waren. Es müßten aber noch weitere Untersuchungen angestellt werden, ehe man mit Gewißheit sagen könnte, daß in der Luft regelmäßig eine, sowohl was die Frequenz als auch was die Amplitude betrifft, gesteigerte Atemtätigkeit erscheint (allerdings die Phasen der allgemeinen Erregung ausgenommen); dasselbe gilt auch für das Verhalten der verschiedene Zeit der Luft exponierten Tiere nachher im Wassermedium.

Ueber das Verhalten der Fische in der Luft hat neuerdings POLIMANTI (135) viele Versuche angestellt, von denen wir an dieser Stelle nur die Ergebnisse über den Atemrhythmus erwähnen können. Bei den pelagischen (nektonischen) Teleostiern (*Box salpa*) sind nach kurzem Atemstillstande und dann großer Unruhe bald sehr tiefe Atemzüge bemerkbar, fast mit Erhebungen des auf dem Boden des Bassins stehenden Tieres zusammenfallend; doch starben die Tiere in wenigen Minuten. Die Nomaden-Teleostier (die sich wenig von ihrem Nest oder von dem Orte ihres Lieblingsaufenthaltes entfernen: *Crenilabrus*, *Trigla*, *Sargus*) zeigen eine Phase der allgemeinen und „respiratorischen Hyperaktivität“ etwa von 5 Minuten Dauer, die Asphyxie erscheint nach etwa 25 Minuten. Aber die Muräniden (*Conger*) verhalten sich ganz anders: nach kurzem Atemstillstande und einem Stadium mit starken Exspirationsbewegungen und allgemeiner Unruhe erscheint bei dem sich beruhigenden Tiere periodische Atmung während etwa 30 Minuten, dann ebenso lange eine Phase mit „sehr starken regelmäßigen“ (ununterbrochenen ?) Atembewegungen, die namentlich dann zunehmen, wenn das Tier Anstrengungen macht, sich zu befreien, endlich eine Phase der Erlahmung — im ganzen dauert das Leben etwa $1^3/_4$ Stunden. Bei den Grundfischen wurden sehr verschiedene Ergebnisse erzielt, welche POLIMANTI mit der normalen Atemfrequenz in Beziehung bringt: der in der Norm sehr frequent atmende *Trachinus vipera* hielt nur wie ein typischer Nomadenfisch aus (26 Minuten), während *Scorpaena ustulata* $3^1/_2$ Stunden, *Scorpaena porcus* $4^1/_4$ Stunden, *Uranoscopus faber* fast $4^3/_4$ Stunden lebte; bei den letzteren kommt nun bald nach dem Atemstillstande eine Periode zustande, wo abwechselnd Ruhe mit regelmäßigen Atembewegungen und Unruhe mit starken Exspirationen erscheint, später Unbeweglichkeit mit periodischer Atemtätigkeit, endlich Lähmung; als Beispiel für das Verhalten der Atmung führen wir einen *Uranoscopus* an, der im Wasser 42 Atemzüge in 1 Minute aufwies, in der Luft nach 6 Minuten 60 regelmäßige Atembewegungen in 1 Minute, unterbrochen von Unruhe und starken

Exspirationsbewegungen, nach weiteren 8 Minuten sogar 66 (in völliger Ruhe), ja sogar noch nach 5 Stunden 20—30 oberflächliche Atemoscillationen. Bei den Knorpelfischen unterscheidet POLIMANTI Nomadenfische, wie *Scyllium catulus* und *S. canicula*, welche in der Luft ungefähr $1^1/_2$ Stunde leben, nach ganz rasch vorübergehender Atemeinstellung und Bewegungslosigkeit große Erregung mit periodischen Atembewegungen und abwechselnd wieder Ruhephasen mit eingestellter Atmung zeigen, und Grundknorpelfische, wie *Torpedo ocellata*, die bis $2^1/_2$ Stunden aushalten, sonst einen ähnlichen Verlauf der Asphyxie aufweisend. (Ueber die Ausführungen des Verfassers, betreffend die Faktoren, welche die Widerstandsfähigkeit der Fische in der Luft beeinflussen, s. das Original.)

Ueber einige Regulationserscheinungen nach mechanischen Eingriffen.

Wir haben oben Gelegenheit gehabt, einige Beobachtungen DEGANELLOS anzuführen, welche die Kompensationserscheinungen im Atemmechanismus nach gewissen Nervendurchtrennungen betreffen. Auch durch andere Eingriffe lassen sich solche Regulationen hervorrufen, s. z. B. die oben (p. 605) erwähnten Beobachtungen P. BERTS an Karpfen mit zusammengebundenen Kiemendeckeln oder verstopften Mundöffnungen. Spezielle Untersuchungen hat dieser Frage LOMBROSO gewidmet (an *Telestes muticellus*, *Barbus fluviatilis*).

A. Stenose des Mundes (durch Zug oder Druck an dem Unterkiefer hervorgebracht) bewirkt nach einem verhältnismäßig kurzen Exspirationszustand der Kiemendeckel größere und (bis dreimal) schnellere, aber minder frequente (bis nur 1 : 3) Exkursionen der letzteren, wobei die Kiemendeckelspalten weit länger geöffnet bleiben, als normal; auch die Adduktionsphasen sind deutlich verlängert. Die Randmembran klappt viel früher vom Leibe ab und vollführt (sowie vielleicht auch die Kiemendeckel selbst) geringfügige Hin- und Herbewegungen, als ob das Wasser in der Atemhöhle dadurch durchmischt werden sollte (s. auch bei REMAK p. 600); vermittelst Farbstoffsuspensionen läßt sich nachweisen, daß die Kiemendeckelspalten einen kräftigen Wasserstrom einlassen, oft tritt das durch die eine Spalte eingetretene Wasser durch die andere teilweise aus. Nach der Entfernung des mechanischen Hindernisses erscheinen sogleich (bis $2^1/_2$mal) größere Ausschläge des Unterkiefers, welche allmählich in die Norm übergehen, während die Kiemendeckelexkursionen fast augenblicklich normal werden; auch die Frequenz wird gleich normal. (Bei größeren Tieren im wärmeren Wasser kommt nach dem Mundverschluß auch normale Frequenz der sonst vergrößerten Ausschläge der Kiemendeckel vor, da die Pausen nicht verlängert sind.)

B. Kiemendeckelspaltstenose (vermittelst eines bogenförmigen Bleistreifens): wenn die Randmembran dem Leibe fest angepreßt gehalten wird, so liegen die Fische mit weitgeöffnetem, unbeweglichem Munde. Wo die Kiemendeckel etwa wie am Ende der normalen Adduktion angepreßt gehalten wurden, oscillierten die Randmembranen und es konnte etwas Wasser durchströmen, auch wurden oft beschränkte, aber regelmäßige Oscillationen des halb-

geöffneten Mundes beobachtet, oder nur von Zeit zu Zeit einige unregelmäßige kräftige Bewegungen; im ersten Falle war die Frequenz verringert; nach dem Versuche waren die Ausschläge des Mundes und der Kiemendeckel einige Zeit kleiner, aber gleich frequent, wie in der Norm.

C. Insuffizienz der Mundöffnung (durch eine gebogene Glasröhre verursacht, welche ein Regurgitieren des Atemwassers bei der Exspiration bewirkte): meist wurden die Ausschläge der Kiemendeckel doppelt so ausgiebig bei gleicher oder fast unmerklich vergrößerter Frequenz (Verkleinerung der Ab- und Adduktionspausen) oder sie wurden nur frequenter (zuweilen auch frequenter und unregelmäßig).

D. Insuffizienz der Kiemendeckelspalte: a) mit Immobilisierung der Kiemendeckel in maximaler Abduktionsstellung: der Mund wurde geschlossen, der Unterkiefer fast unbeweglich gehalten; b) ohne Immobilisierung der Kiemendeckel = mit Abtragung der Branchiostegalmembranen: gleich im Anfang mit der Abduktion wird die Kiemendeckelspalte geöffnet und so die Aspiration durch die Mundöffnung abgeschwächt, während sie zugleich durch die Kiemendeckelspalten geschieht; die Frequenz der Exkursionen ist herabgesetzt, die letzteren sind am Kiemendeckel etwas vergrößert, am Unterkiefer verkleinert.

Der Autor macht darauf aufmerksam, daß Eingriffe an der Mundöffnung eine Vermehrung der Funktion der Kiemendeckel zur Folge haben, während von den Kiemendeckeln aus an den Mundbewegungen, wenn nicht eine zeitliche, so wenigstens regelmäßig eine räumliche Verkleinerung ausgelöst wird. — Ohne etwas Sicheres über die Natur der Beziehung aussagen zu können, meint der Verfasser doch, daß eine fixierte extreme Ab- oder Adduktionsstellung der Opercula mit Unbeweglichkeit des Unterkiefers verbunden ist. — Ueber den teleologischen Charakter des Kiemendeckelverhaltens bei der Mundstenose wurde schon oben gesprochen. Dieselbe Zweckmäßigkeit scheint auch bei der Mundinsuffizienz vorzukommen: die Verringerung der Menge des normalen Durchströmungswassers wird durch die ausgiebigeren (und frequenteren) Kiemendeckelausschläge kompensiert. Ebenso ist dies nach Abtragung der Randmembran der Fall.

Was den Mechanismus dieser Regulationsvorgänge betrifft, so neigt LOMBROSO, in Anbetracht der Tatsache, daß die Aenderungen fast unmittelbar auf die Eingriffe erfolgen, zu der Ansicht, daß es sich keinesfalls um zentral wirkende Blutreize, sondern um Reflexe handelt, welche durch die abnormen — eben durch die experimentellen Eingriffe bedingten — peripheren Reize ausgelöst werden. In dieser Hinsicht hat der Autor drei Möglichkeiten erwogen: a) die Aenderung des normalen Alternierens von positiven und negativen Druckschwankungen in der Orobranchialhöhle — doch da die Versuche auch außerhalb des Wassers ähnlich ausfallen (es werden insbesondere die kolossalen Ausschläge der Kiemendeckelbewegungen nach dem Verschließen des Mundes hervorgehoben), so ist es unwahrscheinlich, daß die abgeänderten barischen und hydrostatischen Verhältnisse diese Regulationen bedingen; b) die Aenderung des normalen Alternierens von O_2-reichem, CO_2-armem und O_2-armem, CO_2-reichem Wasser in der Orobranchialhöhle: doch die eben angeführten Luftversuche zeugen

zugleich auch gegen diese Hypothese — auch in der Luft treten die kompensatorischen Bewegungen auf; c) die Aenderung der normalen, dem Gebiete des sogenannten Muskelsinnes (besser wohl der Kinästhesie! Ref.) zugehörigen Reize, welche in den aktiven und passiven peripheren Organen des Atemapparates (Muskeln, Knochen, Bänder, Gelenkflächen) entstehen. Auf die regulatorische Funktion dieser Reize hat schon KUIPER hingewiesen, und unser Autor hält die Hypothese ihrer Betätigung bei den von ihm beschriebenen Regulationsvorgängen für ganz berechtigt.

Es wäre auch wünschenswert, die nach längeren mechanischen Störungen des Atemmechanismus folgenden Erscheinungen des Atemrhythmus zu erforschen in Hinsicht auf die Blutregulation der Atemzentrentätigkeit.

Ueber die chemisch bedingten Atemreflexe.

Wir sind soeben zur Besprechung der chemischen Einflüsse des äußeren Mediums gelangt und wollen nun systematisch den Stand der bisherigen Kenntnisse darüber erörtern, wie der Gasgehalt des Atemwassers und seine Aenderungen auf die Atembewegungen einwirken, wobei wir zuerst nur die reflektorischen Beeinflussungen im Auge behalten.

Die Versuche von SCHÖNLEIN und WILLEM sowie diejenigen von BETHE wollen wir erst später besprechen (da dieselben unter dem Mangel leiden, daß die Versuchstiere von Anfang an viel zu abnorm waren; BETHE (27) gibt an, daß besonders am Beginn der Zuleitung von sauerstoffarmem Wasser Abwehrbewegungen und Speien sich beobachten ließ; das CO_2-Wasser, welches er verwendete, erregte schon starke Abwehrbewegungen). Die Aenderungen der Atembewegungen, welche ISHIHARA (86) (allerdings nur in wenigen Versuchen) bei Sauerstoffmangel oder Kohlensäuregehalt des Atemwassers gesehen hat, schienen ihm nicht peripher, sondern zentral bedingt zu sein, da er sie erst nach einiger Zeit in Wasser von abnormer Natur auftreten sah.

KUIPERS (105) Versuche über den Einfluß plötzlicher Verringerungen des Sauerstoffgehaltes und plötzlicher Zugabe von Kohlendioxyd (bei *Telestes* und *Barbus*) sind schon weit mehr für unseren Zweck verwendbar: unmittelbar nach dem Einströmen des ausgekochten Wassers blieb die Zahl der Atembewegungen in der Zeiteinheit unverändert (behufs weiterer Ergebnisse s. weiter unten); bei geringer Zugabe von Kohlensäure blieb die Atemfrequenz unverändert, aber es besteht doch Neigung zur Frequenzabnahme, welche bei größerer Kohlendioxydmenge in deutliche Abnahme übergeht; es scheint auch die Form der Kurven sehr bald etwas abgeändert zu sein, doch gehören die Abbildungen schon einer etwas späteren Phase des Versuches an, in der auch schon zentrale Wirkungen zutage treten können. Stärkere Kohlendioxydzugaben bewirken allerdings große Unruhe, Abwehrbewegungen, Atemstillstand, nachher Narkose.

Bei WESTERLUND (196) finden wir eine ausdrückliche Bemerkung, daß unmittelbar nach der Herstellung eines sauerstofffreien Mediums keine Aenderung weder in der Frequenz noch in der Amplitude der Atembewegungen zu bemerken war (*Carassius vulgaris*); die vorübergehende Zunahme der Respirationsaktivität während des Wasseraus-

tausches wurde durch Wasserströmungen hervorgerufen. Die Kohlensäureversuche Westerlunds lassen sich für unsere Frage nicht verwerten, da die verwendeten Konzentrationen viel zu stark waren und sogleich, nachdem sie mit der Mund- und Kiemenschleimhaut des Fisches in Berührung kamen, eine Atemeinstellung hervorriefen (die nachher erscheinende Atmung wies dann schon deutlich einen lähmenden Einfluß der Kohlensäure auf).

Baglionis (19) Versuchsprotokollen über das Verhalten von *Serranus scriba*, *Scorpaena ustulata* und *Scyllium catulus* in entgastem Seewasser läßt sich nur entnehmen, daß in 5 Minuten eine starke Steigerung der Frequenz und Amplitude der Atembewegungen zustande kommt — es fehlen Angaben über die unmittelbaren Erscheinungen.

Es bleibt also der periphere Reizeinfluß eines sauerstoffarmen Wassers sehr problematisch; die reflektorischen Kohlensäureeinwirkungen, wie solche bei kleineren Mengen von Kohlendioxyd beobachtet werden (s. z. B. Babák und Dědek, 16), lassen sich schwer in periphere und zentrale trennen: durch unsere, weiter zu schildernden Versuche zur Ermittlung der zentralen Blutreize des Atemzentrums wurde wahrscheinlich gemacht, daß durch periphere Reizungen seitens des kohlensäurehaltigen Mediums insbesondere Vergrößerung der Amplitude der Atembewegungen zustande gebracht wird. Bei starken Kohlendioxydzugaben zum Atemwasser kann der Atemrhythmus unmittelbar, nachdem der Fisch (*Cobitis*) in dasselbe gelegt wird, eingestellt werden, außerdem wurde große Unruhe usw. beobachtet. Spezielle Untersuchungen über den Kohlendioxydeinfluß hat Reuss ausgeführt, ähnlich wie wir, an freibeweglichen Fischen. Da er aber in seinen Protokollen keine Zählungen unmittelbar nach dem Beginn der Ventilation mit dem Kohlensäuregemisch anführt, sind die geschilderten späteren Atemrhythmusänderungen wohl zentral bedingt, was auch des Verfassers Meinung ist (er bekämpft überhaupt die Reflextheorie des Atemrhythmus, s. weiter unten). Doch möchten wir die Zeichen des Unbehagens, welche oft sehr bald nach Kohlendioxydzugabe erscheinen, für reflektorisch halten; später verschwinden sie. —

Die ersten Untersuchungen über die Regulation des Atemrhythmus.

Nun können wir die Frage der Regulation der Atembewegungen durch die Blutreize erörtern, sowie das Problem des Zustandekommens des Atemrhythmus bei den Fischen überhaupt besprechen.

Von den älteren Beobachtern abgesehen, von denen z. B. Humboldt und Provençal (138) die Erstickung verschiedener Fische in ausgekochtem Wasser, Gréhant und Picard (73) in Wasser, aus welchem die Luft ausgepumpt worden war, beobachteten, M'Kendrick (125) nur gelegentlich bemerkt, daß im sauerstoffarmen Wasser die Fische „hurriedly" atmen, datiert die Erforschung dieser Fragen seit Schönleins und Willems, sowie Bethes Untersuchungen. Die nachträgliche Kritik hat allerdings ergeben, daß insbesondere Schönlein und Willem an Haifischen unter abnormen Bedingungen gearbeitet haben, so daß ihre Schlüsse nicht zu Recht bestehen.

Sonst können wir noch DUNCAN und HOPPE-SEYLER (58) anführen, die als ganz bekannt die Tatsache hervorheben, daß bei ungenügender Durchlüftung dyspnoische Erscheinungen, nämlich Steigerung der Frequenz und Tiefe der Atemzüge, eintreten; sie unterscheiden zwischen dem Verhalten der Cyprinoiden, die im Schlammwasser bei der Nahrungssuche oft sehr wenig Sauerstoff finden, aber gewohnt sind, denselben an der Oberfläche zu suchen, während „die Raubfische, wie die Forellen", bei Sauerstoffmangel bald heftig mit plötzlich geöffnetem Munde schnappen, sich wild im Wasser herumwerfen, in die Luft springen, aber nicht sauerstoffhaltiges Wasser an der Oberfläche suchen; über ihre *Cobitis*-Beobachtungen s. weiter unten. In ihren eigenen Versuchen über den Gaswechsel der Fische sahen sie bei Schleien und Forellen im Sauerstoffmangel „heftige Atmung, sehr lebhafte, rapide Respiration".

SCHÖNLEIN und WILLEM (165) stellten bei ihren Versuchen über den Blutkreislauf von *Torpedo* und *Scyllium* auch einige Beobachtungen über die Atembewegungen an.

Die Fische wurden dabei aus dem Wasser herausgenommen, in das eine Spritzloch wurde der wasserzuführende Schlauch eingenäht usw. Als Norm galt ihnen eine solche Wasserzufuhr, bei der der Atemrhythmus regelmäßig vor sich ging; da ihnen aber die Tiere dabei höchstens etwas über 2 Stunden am Leben blieben, so muß man diese „Norm" stark anzweifeln. Bei ausgiebiger Durchspülung der Atemhöhle steigerte sich die Frequenz der Atembewegungen, sie waren am schnellsten und zugleich am flachsten bei der größten Wassermenge, kurz vor Sistierung des Kiemenschlages, welche dann eintritt, gleichzeitig mit Speibewegungen usw.; dem „dyspnoischen" Typus am nächsten soll ein solcher stehen, wo während der Einatmung sich die äußeren Kiemenöffnungen wie eine Klappe schließen und sich die Gegend derselben zu einer länglichen Grube stark austieft; die ausgeprägte Dyspnoë weist die Form auf, daß sich das Maul weit aufreißt (Torpedineen atmen sonst nur durch die Spritzlöcher ein, s. den spez. Teil), woran sich bald allgemeine Unruhe des Tieres anschließt. Zwischen dem „normalen" Typus und der Atemeinstellung soll noch ein solcher Typus vorkommen, bei dem die Einatmungsbewegungen schon verschwunden sind und ein kontinuierlicher, durch Ausatmungen stoßweise erfolgender Wasserstrom den äußeren Kiemenlöchern entströmt. Sperrt man das Wasser völlig ab, so macht das Tier nur eine oder zwei Inspirationsbewegungen, durch einige Exspirationsbewegungen wird der letzte Rest des Atemwassers ausgetrieben, worauf das Maul aufgesperrt wird und allgemeine Unruhe entsteht. — *Torpedo* konnte 20 Minuten mit ausgekochtem Wasser respiriert werden, ohne Aenderung des Atemtypus. Nach Durchschneidung der Kiemenschlagader geht die Respiration ruhig weiter, solange die Kiemenberieselung unterhalten wird, erst nach 10—20 Minuten schwinden die Atembewegungen allmählich, sie werden jedoch nie von irgendwie als dyspnoisch zu bezeichnenden Bewegungen unterbrochen; die Einatmung soll zuerst verschwinden, während die Ausatmung noch lange weitergeht.

Allerdings bemerken die Autoren selbst, daß sie diese Versuche nur an Tieren gemacht haben, welche schon lange auf dem Experimentiertisch lagen, so daß es zweifelhaft ist, ob die Nervenzentra noch im Vollbesitz ihrer Erregbarkeit gewesen sind. Sie legen darauf Gewicht, daß aber auch hier der exspiratorisch wirkende Einfluß der Mundhöhlenfüllung klar hervortrat. Den analogen Zusammenhang zwischen der Konfiguration der Atemwerkzeuge am Ende der Wasserausstoßung und der Inspirationsbewegung konnten

die Autoren nicht nachweisen, da sich diese Konfiguration mechanisch nicht feststellen läßt, doch schließen sie aus Analogiegründen, daß die Exspirationsstellung einen sensiblen Reiz für die reflektorische Auslösung der Einatmung darstellt.

Bethe (27) hat *Scyllium* (*catulus*, *canicula*) auf ein Brett aufgebunden, eine mit mehreren Oeffnungen versehene Glaskanüle durch das eine Spritzloch gesteckt und unter Druck Seewasser zugeleitet. Mehrere Liter Seewasser wurden eine halbe Stunde stark gekocht, der Verlust an Wasser durch ausgekochtes destilliertes ersetzt und (nachdem bei Zufluß von normalem Seewasser das Versuchstier gleichmäßig wie vorher im Bassin atmete) wurde das sauerstofffreie Wasser eingeleitet; während 30—40 Minuten blieb die Zahl und Stärke der Atembewegungen unverändert, um dann schwächer und langsamer zu werden. Am Anfang und zuweilen später wurde die ruhige Atmung durch Abwehrbewegungen und Speien unterbrochen. Durch (starke!) Kohlensäurelösung wurden Abwehrreflexe ausgelöst, während die Atmung stillstand, dann aber erschien der alte Atemrhythmus oder war verlangsamt; manchmal trat wieder ein längerer Atemstillstand auf; nach Beginn der Zuleitung von frischem Seewasser blieb dieser noch mehrere Minuten bestehen, dann erschien ein langsamer, endlich der alte Rhythmus. Außerdem wurde Kohlensäure in den Fischbehälter eingeleitet; Speibewegungen und Abwehr traten nur vorübergehend auf, nachher war unveränderter Atemrhythmus, später eine Abnahme der Frequenz, endlich auch eine solche der Stärke zu beobachten, bis Narkose eintrat; in frischem Wasser kehrte ein sehr langsamer und endlich normaler Rhythmus zurück (aber die Tiere gingen doch ein!). — Ebenso konnte keine apnoische Erscheinung bei Zuleitung von mit reinem Sauerstoff durchgeschütteltem Wasser hervorgebracht werden (oder bei Ventilation des Wassers im Fischbehälter mit Sauerstoff). Aus diesen Versuchen schließt der Autor, daß die Respirationsbewegungen der Selachier (und Fische überhaupt?) nicht durch chemische Reizung des Zentralnervensystems verursacht werden. — Später hat Bethe gelegentlich seiner Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffs auf die Reflexerregbarkeit einige Versuche an Knochenfischen (*Gobio fluviatilis*) veröffentlicht, darunter auch Zählungen des Atemrhythmus: es waren da in ausgekochtem oder stark mit Sauerstoff geschwängertem Wasser keine regelmäßigen Aenderungen der Atemfrequenz feststellbar, wohl deswegen, weil die betreffenden Versuche zu kurz waren.

Um die reflektorische Natur des Atemrhythmus der Fische sicherzustellen, wollte Bethe zuerst geeignete Nervendurchschneidungen durchführen, doch versorgt der Nerv, welcher anatomisch dem Vagus der höheren Wirbeltiere entspricht (wo er an der Selbststeuerung der Atmung einen wesentlichen Anteil nimmt) zugleich größere Partien der Kiemenbogenmuskulatur (s. den spez. Teil bei den Selachiern); da eine gesonderte Unterbrechung der rezeptorischen Bahnen des Vagus und der die vorderen Kiemenbogen und das Spritzloch versorgenden rezeptorischen Nerven (s. auch Deganello) mangels einer genügenden anatomischen Trennung von den motorischen Fasern vorderhand unmöglich war, so benutzte Bethe Kokainisierung. Er ließ den Haifisch $^1/_4$-proz. Kokainchlorhydratlösung einatmen, worauf in etwa 1,5—2 Minuten die Atembewegungen

plötzlich schwächer und langsamer wurden, nach weiteren 10—20 Sekunden gruppenweise schwache Exspirationen auftraten und die Atembewegungen eingestellt wurden. Der so erzeugte Atemstillstand ist weder exspiratorisch noch inspiratorisch, sondern ganz passiv und bleibt noch viele Minuten nach Beginn der Zuführung von frischem Seewasser erhalten; dann erscheinen einige kleine durch lange Pausen getrennte Respirationen, und erst allmählich der ursprüngliche Atemtypus, wobei die ursprüngliche Stärke der Respirationen schneller wiederkehrt als die ursprüngliche Frequenz. Um eine zentrale Vergiftung handelt es sich nach BETHE nicht, da während des Atemstillstandes die Reflexerregbarkeit nicht nachweisbar verändert ist (lebhafte Abwehrbewegungen von der Haut des Schwanzes). Aber die Schleimhaut des Mundes, der Kiemen und Spritzlöcher ist rezeptorisch gelähmt. Vom Auge, von der Schnauze, der Brustflosse läßt sich durch mechanische oder elektrische Reizung eine vollkommen koordinierte Exspiration auslösen. — Der Autor hält die Atmung der Fische (Haie) für lediglich durch periphere Reize verursacht, und zwar handelt es sich seiner Ansicht nach um den kontinuierlichen Reiz des die Schleimhaut berührenden Wassers, nebstdem aber auch um rhythmische, durch die Bewegungen selbst hervorgerufene Reize; aber um eine „Selbststeuerung" allein handelt es sich nicht, wofür der Autor gewisse Erscheinungen anführt (das anfängliche Ausbleiben der Bewegungen an der Luft, die vollständige Unregelmäßigkeit derselben bei ihrer Wiederkehr u. a.). Der konstante Reiz des Wassers ersetzt bei den Fischen den zentralen Reiz des Blutes; in der Organisation der Fische liegt seiner Ansicht nach überhaupt kaum das Bedürfnis begründet, daß die Atmung durch die Blutbeschaffenheit angeregt wird — sie sind genügend durch reflektorische Mechanismen geschützt. —

Kritik der älteren Untersuchungen und Ergebnisse der weiteren.

Diese Kokainversuche BETHES hat VAN RYNBERK (159) bei *Scyllium catulus* (von 45 cm) wiederholt; in 30 Sekunden war der Atemrhythmus verschwunden, aber zugleich auch die sämtlichen Reflexe; ähnliches hat er bei kleinen Exemplaren von *Pagellus mormyrus* und *Sargus vulgaris* gesehen. In sauerstofffreiem Seewasser war *Box salpa* (20 cm) ruhig, die Atemfrequenz stieg von 86 auf 99; *Rhomboidichthys* (10 cm) war sehr unruhig und aspirierte Luft, auch *Scorpaena* (12 cm), die sonst am Boden ruht, hat sich zeitweise bewegt (die Unterschiede hängen wahrscheinlich mit der Körpergröße resp. der Intensität des Stoffwechsels zusammen). Er will keine definitiven Schlüsse aus den wenigen Beobachtungen ziehen, weist aber darauf hin, daß die Kokainisation bloß schon durch plötzliche Ausschaltung eines ausgedehnten Rezeptionsfeldes eine große Störung des respiratorischen Regulationsmechanismus bedingen kann. Wenn er aber die vollständige allgemeine Intoxikation seiner Fische gegenüber BETHE hervorhebt, so muß man auf BETHES Nachweis der Erhaltung der Kopf- und der Schwanzreflexe bei seinen kokainisierten Tieren hinweisen. Denselben Einwand hat später auch ISHIHARA (86) gegenüber BETHES Kokainversuchen wiederholt, da in seinen (allerdings wenigen) eigenen Untersuchungen (*Torpedo*, *Mustelus*, *Acanthias*, *Crenilabrus*, *Sargus*) nach

der Kokainisation zugleich mit dem Atemstillstande die Reflexbewegungen verschwanden. Bemerkenswert ist jedoch seine Beobachtung, daß bei den Selachiern, deren Kiemen- und Rachenschleimhaut vollständig unempfindlich war, doch eine, wenn auch verlangsamte Atmung regelmäßig weiter vor sich ging. Bei *Crenilabrus* hat er sogar nach operativer Entfernung der Kiemen regelmäßige rhythmische, allerdings kurzdauernde Atembewegungen sichergestellt.

Weiter hat Ishihara mit Sauerstoffmangel und Kohlensäureüberschuß Versuche (allerdings wenige) angestellt. In ausgekochtem Wasser wurden bei Selachiern ähnliche Verhältnisse beobachtet wie in Bethes Versuchen, dagegen erschien bei einem *Crenilabrus* eine deutliche Dyspnoë, während bei den anderen nur eine Frequenzsteigerung wahrzunehmen war; in sauerstoffgesättigtem Wasser sah er bei dem einen bald eine Verkleinerung der Atembewegungen bei gleicher Frequenz, bei dem anderen später auch eine Frequenzabnahme eintreten. Bei den Selachiern kam er, was die Kohlensäure betrifft, zu denselben Ergebnissen wie Bethe; bei *Crenilabrus griseus*, *C. pavo*, *Sargus annularis* erschienen zuerst Abwehrbewegungen und heftige Exspirationen, dann unregelmäßige, aber rhythmische Atembewegungen, die schon nach 22 Sekunden minimal waren (es handelte sich wohl um zu hohe Konzentration!); in normalem Wasser konnte sehr bald ein stärkerer, aber langsamerer Atemrhythmus beobachtet werden, hiernach normales Verhalten. Knorpelfische sollen gegen Kohlensäure weit empfindlicher sein. — Der Autor neigt sichtlich zur Annahme eines Unterschiedes zwischen den Knorpel- und Knochenfischen, indem es ihm scheint, daß bei den ersteren eine große Widerstandsfähigkeit gegenüber Sauerstoffmangel besteht, zugleich mit der Unmöglichkeit, ihr Blut in dem Maße mit Sauerstoff zu sättigen, daß daraus eine Verringerung der Atemventilation resultieren würde.

Größere Bedeutung für die Erforschung der zentralen Beeinflußbarkeit der Atemtätigkeit besitzen Westerlunds (196) Untersuchungen an *Carassius vulgaris*. Zuerst müssen wir aber seine Bestätigung von Ishiharas Angabe anführen, daß der Atemrhythmus bei ganz gefühllosen Kiemen (durch Kokainisation) fortgesetzt werden kann. Wenn aber die Atembewegungen eingestellt waren, so konnte der Autor durch mechanische Reize keine mehr auslösen; demnach meint er, daß es sich in Bethes positiven Erfolgen bei elektrischen oder starken mechanischen Reizen verschiedener Körperstellen um schwache Reste der allgemeinen Empfindlichkeit oder sogar um lokale Reizeffekte handelte; für die Wahrscheinlichkeit einer zentralen Kokainwirkung sprechen Westerlunds Versuche, daß nach Entfernung des Herzens und also des Kreislaufes noch nach anderthalb Stunden ganz deutliche Atembewegungen nach der Kokainisierung vorkommen, ja sogar noch nach 6 Stunden vollständig koordinierte Exspirationen auslösbar sind (die allgemeine Empfindlichkeit ist etwas herabgesetzt, die Mund- und Kiemenschleimhaut vollkommen gefühllos). Demzufolge schließt der Autor, daß man keineswegs die Atembewegungen für Reflexbewegungen halten darf; allerdings werden die Atembewegungen in hohem Grade von der Peripherie „korrigiert“ (z. B. es erfolgen die Uebergänge von dem Lufttypus zum Wassertypus

der Atmung und umgekehrt synchron mit den Veränderungen des respiratorischen Mediums).

In ausgekochtem Wasser nahmen während etwa 3 Stunden die Atembewegungen zu, sowohl an Frequenz als an Amplitude, worauf in sauerstoffhaltigem Medium nicht nur die normale Form, sondern bei größerer Sauerstoffsättigung sogar viel kleinere Amplitude und nur periodische Atmung erschien. Eine genauere Methode hat Westerlund ergeben, daß erst etwa nach 40—60 Minuten dauerndem Aufenthalt in sauerstoffarmem Wasser die Zunahme der Respirationstätigkeit sich nachweisen läßt; in beschränkter Wassermenge, aus welcher der Fisch den Sauerstoff allmählich verbrauchte, trat dieser Zustand nach etwa $1^1/_2$ Stunde ein, nach etwa $2-2^1/_2$ Stunden wurde die Atmung unregelmäßig periodisch, bis Asphyxie zustande kam. In diesem Versuche handelte es sich allerdings zugleich um Kohlensäureanhäufung, welchem Faktor der Autor weitere Untersuchungen gewidmet hat, aber wegen der verwendeten hohen Konzentrationen sieht man da nach Abwehrreaktionen nur Paralyseerscheinungen auftreten. — Der Autor schließt also, daß „die Atmung der Karausche ganz und gar denselben Gesetzen gehorcht wie die der Homoiothermen: eine automatische Wirksamkeit im Respirationszentrum mag die Atembewegungen auslösen“ (d. h. vermittelst der zentralen Blutreize). Er weist nicht die Möglichkeit zurück, daß Schönleins und Willems sowie Bethes Ergebnisse, die so abweichend sind, durch wesentliche Verschiedenheit der Bedingungen der Seefische und besonders der Selachier verursacht sein könnten, spricht aber die Meinung aus, daß die Versuchstiere dieser Autoren vielleicht schon am Anfange des Versuches sich in Dyspnoë befunden hatten, wenn man in Betracht zieht, wie sehr empfindlich die Salzwassertiere überhaupt sind und daß die Methoden der genannten Autoren gar nicht schonend waren: sie konnten dann allerdings nur noch einen Uebergang von der äußersten Dyspnoë zur Asphyxie wahrnehmen.

Eingehend hat von den weiteren Forschern insbesondere Kuiper (103—105) den Einfluß von Aenderungen im Gasgehalte des Wassers auf die Atembewegungen untersucht. Er hat damit angefangen, das Verhalten der Fische in „alt werdendem“ Medium zu studieren, wobei der Sauerstoff ab- und die Kohlensäure zunimmt. Es hat sich da *Telestes* weit empfindlicher erwiesen als *Barbus*, beide zeigten aber übereinstimmend, daß der sonst regelmäßige Atemrhythmus zuerst in den ersten Stunden seine Frequenz steigert, dann verringert, während die Größe der Exkursionen im ganzen progressiv abnimmt; die Fische werden endlich unruhig. Ueber Einflüsse plötzlicher Aenderungen des Gasgehaltes haben wir teilweise schon oben gesprochen; nach Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes auf die Hälfte atmete ein *Barbus* immer langsamer, in 20 Minuten sank die Frequenz von 132 auf 60 in 1 Minute, zugleich mit Verkleinerung der Exkursionen; bei Zunahme von Kohlendioxyd sind die Ergebnisse je nach den Mengen verschieden: bei den kleinsten ist die Frequenz anfangs gleich, später sehr wenig geringer, die Amplitude unbedeutend kleiner, bei größeren nimmt die Frequenz deutlich ab und die Atembewegungen werden unregelmäßig, bei noch größeren wird Aufregung, vorübergehende Atemeinstellung, dann herabgesetzte, aber allmählich frequenter werdende, die Norm allerdings bei weitem nicht einholende Frequenz,

und sehr kleine, dann etwas wachsende Exkursionshöhe, Unregelmäßigkeiten, herabgesetzte Erregbarkeit wahrgenommen. Kuiper hebt hervor, daß diese Ergebnisse der reinen Sauerstoffmangel- und der reinen Kohlendioxydeinwirkung keinesfalls das Verhalten im „alt werdenden" Wasser erklären können (s. noch weiter unten). — In der Zusammenfassung seiner Resultate schließt sich der Autor den „anderen Untersuchenden" darin an, daß „die Vermehrung des Kohlendioxydgehaltes im Wasser allein während kürzerer Zeit niemals eine Vermehrung der Frequenz oder Erhöhung der Atemexkursionen erzeugt, und daß die Abnahme des Sauerstoffgehaltes des Wassers dies in einigen Stunden ebensowenig tut"; dies ist unzutreffend, denn einerseits sind z. B. von Ishihara (86) und Westerlund (196), was wenigstens den Sauerstoffmangel betrifft, völlig andere Befunde gewonnen worden, andererseits können wir, wenn wir wieder nur die Sauerstoffmangelversuche Kuipers berücksichtigen, dem einzigen angeführten Protokolle nur das entnehmen, daß nach 20 Minuten Aufenthalt in Wasser von auf die Hälfte reduziertem Sauerstoffgehalte keine Dyspnoë (*Barbus*) auftritt. Aber Westerlund hat nachgewiesen, daß im späteren Verlaufe der Erstickungen ein ganz auffälliges dyspnoisches Verhalten (*Carassius*) erscheint. — Die Ergebnisse in „alt werdendem" Wasser, bei denen zuerst eine auffallende Frequenzsteigerung sichergestellt wurde und also der Autor selbst von Dyspnoë spricht, können nach ihm vielleicht dadurch bedingt sein, daß die Aenderung des quantitativen Verhältnisses $CO_2:O_2$ im Wasser oder im Blute so spezifisch einwirkt, oder auch, daß vielleicht irgendwelche Stoffwechselprodukte zentral oder peripher spezifisch wirksam sind.

Die unmittelbare Wirkung von Kohlendioxyd auf die zentralen nervösen Atemorgane und den Einfluß der Unterbrechung der Zirkulation einer geeigneten Durchspülungsflüssigkeit hat Kouliabko (106) an isolierten, mit Lockescher Flüssigkeit durchspülten Köpfen von *Acipenser ruthenus* und einer Reihe von Süßwasserteleostiern (*Perca*, *Carassius*, *Esox*, *Idus* usw.) untersucht (über seine Beobachtungen an *Petromyzon* s. p. 596). Es läßt sich da allerdings nicht mit Sicherheit beurteilen, wie stark der Kohlensäurereiz war; der Autor selbst meint, er sei wahrscheinlich zu klein gewesen, da die kohlensäurehaltige Flüssigkeit das Kapillarengebiet der Kiemen passieren mußte, ehe sie zum Gehirn gelangte und auf diese Weise vielleicht viel von ihrem Kohlendioxydgehalt eingebüßt hat. Wir möchten aber dafürhalten, daß die verwendete Kohlensäuremenge eher zu groß war, da der Autor von „le liquide de Locke saturé par CO_2" spricht; dafür zeugen auch die starken Aenderungen des Atemrhythmus (obwohl der Autor sie für weit schwächer hält als die Kohlensäurewirkung auf die Atemzentren der höheren Wirbeltiere). Bei *Acipenser ruthenus* kamen „des accès de convulsions respiratoires violents" zum Vorschein, zwischen denen ein fast normaler Atemrhythmus längere Zeit erhalten war (wie ersichtlich, läßt sich da kaum von einer richtigen Dyspnoë sprechen). Auch wenn die Kohlensäurewirkung dadurch verstärkt wurde, daß man diesen Stoff gleichzeitig auf die Kiemenflächen applizierte, waren die Asphyxiezeichen schwächer als bei den Homoiothermen. Gegenüber den früheren Forschern aber, welche bei den Fischen nur die allmähliche Abschwächung der Atmung unter der Kohlensäureeinwirkung — also das letzte Stadium gesehen haben, gelang es Kouliabko krampfartige Bewegungen des

Atemapparates, Unregelmäßigkeiten des Atemrhythmus, Abschwächung der Atemzüge, Entstehung von Pausen dazwischen und endlich auch Atemeinstellung zu beobachten. (Von der Gehirnoberfläche konnten bei den Fischen durch Kohlendioxydgas keine Störungen der Respiration hervorgebracht werden.) — Die Knochenfische zeigten je nach der Art ein sehr verschiedenes Verhalten: *Esox*, obwohl sonst so widerstandsfähig, läßt sich kaum durch die Durchspülungsmethode zu normalem Atemrhythmus bringen; weit geeigneter ist *Perca*, *Idus*, *Tinca*, obwohl auch sie sich im ganzen mit *Acipenser* (und *Petromyzon*) kaum messen können. — Noch ein Versuch Kouliabkos ist zu verzeichnen: bei Durchleitung von Säugetierblut, welches stark mit Sauerstoff beladen war, entstand Apnoë, nach Unterbrechung des Stromes erschienen die Atembewegungen wieder. — Die von dem Autor verwendete Methode könnte eigentlich die Frage über die zentralen Blutreize bei den Fischen entscheiden, aber man müßte einerseits sauerstoffarme, andererseits sauerstoffreiche Durchspülungsflüssigkeit benutzen, dann mit Kohlendioxyd eine Reihe von Versuchen, angefangen von Minimal- bis zu hohen Dosen, durchführen. Die Apnoë bei Durchleitung des Säugetierblutes läßt sich für die Frage kaum verwerten. — Es wäre vielleicht auch nötig, andere Durchspülungsflüssigkeiten als die Lockesche anzuwenden (d. h. eine für Fische geeignetere).

In Anschluß an Kouliabkos Arbeit erwähnen wir die Versuche von Hyde (85) an *Raia erinacea* und *R. binoculata*; obwohl trotz der ausgedehnten Ergebnisse der Verfasserin keine wesentliche Aufklärung unseres Problems erzielt wurde, da derselben andere Ziele vorschwebten, ist ihre Versuchsanordnung methodisch bemerkenswert und zeigt, daß man in dieser Richtung in der Zukunft wertvolle Fortschritte erwarten kann (s. insbesondere bei den Säugetieren z. B. Wintersteins Durchspülungsmethode). Hyde hat einem größeren Tiere verschiedene Salzlösungen in seitliche Aortaäste eingespritzt, wobei das Tier künstlich ventiliert wurde. Von der Fülle der Ergebnisse erwähnen wir z. B. die Versuche mit HCl-Einwirkung (Förderung der Amplitude des Atem-, Herzrhythmus und des Blutdruckes, Depression der Frequenz; s. Winterstein sowie Laqueur bei den Säugetieren).

Baglionis (19) Versuche lieferten sehr wichtige Aufschlüsse über die Sauerstoffmangeldyspnoë der Knorpel- und Knochenfische. Um das Wasser von Luft zu befreien, wurde das Seewasser auf etwa 40° C erwärmt, während es mittels einer starken Wasserstrahlpumpe durch etwa 10 Minuten evakuiert wurde; unter diesen Bedingungen tritt keine nennenswerte Verdunstung des Seewassers ein. Die Beobachtung wurde an freien Fischen in mit geschliffenem Deckel luftdicht verschlossenem Wasser durchgeführt. Es hat sich da, übereinstimmend bei *Scyllium*, *Scorpaena*, *Serranus*, sehr bald eine auffällige Intensitäts- und Frequenzdyspnoë entwickelt (schon nach 5 Minuten!), welche bis zu 2 Stunden anhält, aber allmählich abnimmt. Zu der Zeit, wo die Atemfrequenz sich der Norm nähert, erscheinen schon schwere Zeichen der Störung der nervösen Vorgänge in den Zentralorganen (z. B. wird das Körpergleichgewicht nicht mehr erhalten, die Reflexerregbarkeit ist herabgesetzt usw.); es erscheint dann periodische Atmung (Cheyne-Stokesscher Atemtypus), indem große Pausen bei starker Erweiterung des Maules, Kiemen-

deckels und Branchiostegalapparates zustande kommen, welch letzterer am längsten und deutlichsten die Atembewegungen aufweist (besonders *Serranus*). Nachher folgt eine Phase von allgemeiner Erregung des Zentralnervensystems, mit noch koordinierten heftigen Schwimmbewegungen; noch später Atemstillstand, Bewegungs-, Reflexlosigkeit, endlich vereinzelte nur krampfartige Kontraktionen und fibrilläre Zuckungen der gesamten Körpermuskulatur, besonders aber der Muskeln der Branchiostega und der Flossen. Aehnlichen Verlauf haben auch die Erstickungserscheinungen z. B. beim Aufenthalte in der Luft usw. — Baglioni hebt mit Nachdruck hervor, daß diese ganze Symptomenreihe auffallend derjenigen bei der Erstickung der Homoiothermen gleicht, nur daß der zeitliche Ablauf derselben bei den Fischen sehr gedehnt ist. Eine Erholung durch Sauerstoffzufuhr läßt sich bei den erstickenden Fischen nur in den ersten Phasen erzielen; wenn aber schon Atemstillstand und Bewegungungslosigkeit aufgetreten ist, so bewirkt die künstliche Atmung zwar Verhinderung der Krämpfe, sie erscheinen aber wieder, nachdem die Ventilation einige Zeit unterbrochen wurde: die Beschädigung der „Koordinationsmechanismen" läßt sich nicht mehr rückgängig machen. — Die abweichenden Ergebnisse von Schönlein und Willem, sowie auch Bethe erklärt Baglioni dadurch, daß sie vermutlich an frisch gefangenen (also noch nicht beruhigten und erholten) Selachiern experimentierten, wobei die Fesselung, der Aufenthalt in der Luft etc. sehr abweichende Zustände geschaffen hatten; die von ihnen als Norm angegebene Atemzahl entspricht, nach Baglionis Erfahrungen, schon einer Dyspnoë.

Untersuchungen über die Regulation des Atemrhythmus bei den mit akzessorischen Luftatmungsorganen ausgestatteten Fischen.

Gleichzeitig mit den Versuchen der zuletzt genannten Forscher haben Babák (10, 11, 16) und Dědek eine Reihe von Untersuchungen an verschiedenen Süßwasserfischen unternommen, ausgehend von dem Gedanken, daß die Frage der zentralen Blutreize bei den Fischen sich vermittelst der akzessorischen Atmungsorgane entscheiden ließe: man kann da das Blut z. B. von der gaswechselverrichtenden Darmoberfläche mit Sauerstoff (oder Kohlendioxyd) versorgen, wobei die Kiemenatembewegungen, die bei diesen Fischen oft nur untergeordnete Bedeutung haben, als Indikatoren des Lebenszustandes des Atemzentrums anzusehen sind. Diese Methode kann man mit derjenigen vergleichen, bei der z. B. Kouliabko die sauerstoff- oder kohlensäurehaltige Durchspülungsflüssigkeit auf das Gehirn (der abgetrennten Köpfe) einwirken ließ; sie besitzt aber den großen Vorteil, daß man den Gasgehalt des Blutes auf völlig natürlichem Wege verändert. Außerdem legten wir das größte Gewicht auf möglichst normale Versuchsbedingungen; da die Fische äußerst empfindliche Tiere sind, so muß man sich hüten, bei den Experimenten, welche die Frage nach dem reflektorischen oder zentralen Ursprunge des Atemrhythmus entscheiden sollen, unberechenbare äußere Reize (durch Fesselung, Registrierung, künstliche Wasserdurchströmung der Kiemenhöhle usw.) einzuführen.

Zuerst haben wir den einheimischen Darmatmer, *Misgurnus* (*Cobitis*)

fossilis (Schlammpeizger oder -beißer) verwendet und in Anbetracht der bisher nicht genügend bekannten Bedeutung der Darm- und Kiemenatmung bei demselben Vorversuche angestellt (s. im spez. Teile); diese haben ergeben, daß die Darmatmung bei diesem Fische so ausgiebig ist, daß das Tier auch ohne Kiemenatmung im besten Zustande erhalten werden kann (in gut ausgekochtem Wasser bei freiem Zutritt zur Luft oder noch besser zu einer Sauerstoffatmosphäre). Der Rhythmus der Kiemendeckelbewegungen hängt mit dem Sauerstoffgehalt des Mediums zusammen und ändert sich hochgradig je nach dem Sauerstoffbedürfnis des Körpers. In niedrig temperiertem durchlüftetem Wasser sieht man sehr lange apnoische Pausen, zeitweise treten kleine Perioden von Kiemendeckelbewegungen auf. In höher temperiertem Wasser kommen sogar stundenlang ununterbrochen ausgiebige Kiemendeckelbewegungen vor, aber gewöhnlich nimmt der Fisch dann zur Darmventilation seine Zuflucht, und nun sieht man deutlich, daß hier wiederum eine Beziehung zwischen der Sauerstoffversorgung des Körpers und dem Rhythmus der Kiemenatmung besteht: ist der Körper vom Darm aus genügend mit Sauerstoff versorgt, so werden die Kiemendeckelbewegungen überhaupt vermißt (oder sind unbedeutend und selten); sobald der Kiemenatemrhythmus erscheint — zuerst gewöhnlich kaum bemerkbar, da die Frequenz und besonders Amplitude der Atemzüge gering ist — kann man erwarten, daß der Fisch sich zur Darmventilation an die Wasseroberfläche begeben wird; kehrt er dann mit dem Vorrat von frischer Luft zurück, so verschwinden die Kiemenatembewegungen bald vollständig. Dasselbe Verhalten gilt auch für ausgekochtes höhertemperiertes Wasser, nur daß hier die apnoischen Pausen nach den (sehr häufigen) Darmventilationen kurz ausfallen, oder sogar fehlen, so daß ununterbrochener Atemrhythmus angetroffen wird. Doch sogar bei 25 ° C, wo der Stoffwechsel sehr gesteigert ist, ist der Fisch imstande, durch die Darmatmung allein seinen hohen Sauerstoffbedarf zu decken und lange apnoische Pausen aufzuweisen, wenn er aus einer einen hohen Sauerstoffdruck besitzenden Atmosphäre den Darm ventilieren kann. Läßt man den Sauerstoffgehalt der Atmosphäre durch Verdünnung mit Stickstoff oder Wasserstoff absinken, so verringern sich die apnoischen Pausen nach der Gasaufnahme in den Darm immer mehr, bis sie endlich verschwinden und stundenlang andauernder ununterbrochener dyspnoischer Atemrhythmus erhalten wird. Demgegenüber kann der Fisch in sauerstoffgeschwängertem Medium stundenlang in Apnoë verharren.

Auch Kohlensäureversuche in verschiedener Anordnung haben wir durchgeführt, von denen am instruktivsten diejenigen sind, bei welchen man den Fisch zuerst in ausgekochtem Wasser aus einer Sauerstoffatmosphäre den Darmkanal ventilieren ließ und, nachdem ein regelmäßiges Verhalten sichergestellt worden war, einen Kohlensäuredruck von 20 Proz. (nebst 80 Proz. Sauerstoff) herstellte; es zeigte dann das Tier nach der Ventilation mit diesem kohlensäurereichen Gemisch dasselbe Verhalten wie vorher, so daß es sehr zweifelhaft ist, ob die Kohlensäure bei ihrer Anhäufung im Blute eine Dyspnoë hervorrufen kann, während dies für den Sauerstoffmangel genau bewiesen ist. Es ist zu bemerken, daß die Schleimhaut des Darmkanals vielleicht keine Rezeptoren besitzt,

weswegen in diesen Versuchen reflektorisch keine Beeinflussung des Atemzentrums durch die Kohlensäure ausgeübt wird (beim Verschlucken des Gasgemisches aber dauert die Berührung der Mund- und Schlundschleimhaut ganz kurze Zeit; siehe dagegen weiter unten bei den Labyrinthorganen der Macropoden).

Babák und Dědek legen auf die Versuche, bei denen die Kohlensäure dem Wasser beigemischt wird, nicht viel Gewicht (auch wenn zugleich für ausreichenden Sauerstoffgehalt gesorgt ist), weil eben leicht eine reflektorische Beeinflussung des Atemzentrums eintreten kann, noch ehe durch die erschwerte Kohlendioxydausatmung (aus dem Körper durch die Kiemenoberfläche und Haut) irgendwelche zentral wirkende Kohlendioxydanhäufung zustande gekommen ist. Sie haben allerdings auch solche Versuche angestellt und durch eingehende Erwägung aller Umstände (nebst reflektorisch bedingten Aenderungen des Atemrhythmus) keine sicheren Anzeichen einer zentralen dyspnoëerregenden Einwirkung der Kohlensäure gefunden. In den Versuchen an *Nemachilus barbatula* (Bartgrundel, s. den spez. Teil, einem dem Schlammpeizger nahe verwandten Fische) waren in 800 ccm Wasser, welches mit 200 ccm Sauerstoff und 10 ccm Kohlendioxyd durchgeschüttelt worden war, die Atembewegungen unbedeutend und ganz ähnlich wie in gleich sauerstoffhaltigem Wasser ohne Kohlendioxyd; bei Zugabe von 50 ccm Kohlendioxyd wurden die Exkursionen der Atembewegungen größer, die Frequenz kaum merklich geändert, bis bei 200 ccm Atemstillstand und Narkose erschien. Daß es sich in den Fällen von Vergrößerung der Amplitude wahrscheinlich um peripherische Einwirkung handelte, dafür zeugte die Beobachtung, daß auch in sonst kohlensäurefreiem und gut durchlüftetem Wasser, über welchem eine kohlensäurereiche Atmosphäre hergestellt worden war, sobald sich der Fisch der Wasseroberfläche näherte, eine Vergrößerung der Atemexkursionen eintrat.

Daß die oben angeführten Ergebnisse über Apnoë und Dyspnoë bei der Darmventilation von *Misgurnus* tatsächlich mit der verschiedenen durch akzessorische Darmatmung vermittelten Versorgung des Blutes mit Sauerstoff zusammenhängen, dafür haben Babák und Dědek auch durch Versuche an den verwandten Fischen, *Cobitis taenia* (Steinbeißer) und *Nemachilus barbatula* (Bartgrundel) weitere Beweise erbracht; *Cobitis* greift nur in der Not zur Darmatmung, welche außerdem wenig ausgiebig ist, während *Nemachilus* in der Regel keine Darmventilation aufweist (s. im spez. Teile): es läßt sich nun bei *Cobitis* z. B. in sauerstoffarmem Wasser von 25° C eine ungemein auffällige Dyspnoë beobachten (bis über 300 heftige Exkursionen der Kiemendeckel in 1 Minute!), welche nach der Ventilation des Darmkanals mit Sauerstoff auf 270 sinkt, um aber später wieder anzusteigen, während nach der Durchlüftung des Wassers mit Sauerstoff die Frequenz sehr rasch bis etwa 100, in weiteren 10 Minuten auf 80 herabsank; nach einigen Stunden war fast absolute Apnoë vorhanden, nur zeitweise von ganz geringen Atemoscillationen unterbrochen. Bei *Nemachilus* können nur durch Kiemenatmung in sauerstoffgesättigtem Wasser apnoische Zustände hervorgerufen werden. — Aber auch bei anderen Süßwasserfischen, welche bloß durch die Kiemen ihren Gaswechsel verrichten, z. B. bei *Rhodeus amarus* (Bitterling), *Alburnus lucidus* (Laube), *Cyprinus carpio* (Karpfen), *Squalius cephalus* (Altel),

Gobio fluviatilis (Grundel), *Phoxinus laevis* (Pfrille) von den Cyprininen, sowie bei *Silurus glanis* und *Amiurus nebulosus* (Welse, Siluridae), kann man je nach dem Sauerstoffgehalte des Wassers ganz auffällige apnoische und dyspnoische Zustände beobachten, allerdings nicht so leicht und rasch wie bei den Cobitidinen.

Weiter haben Babák und Dědek die mit den als „Labyrinthe" bezeichneten akzesssorischen Luftatmungsorganen ausgestatteten Osphromeniden (und Anabantiden) untersucht, insbesondere die bekannten Aquarienfische, Macropoden. Wir verweisen auf den spez. Teil und führen an dieser Stelle nur an, daß diese Fische den Gasaustausch bei weitem überwiegend durch ihre Luftatmungsorgane verrichten, während die Kiemenorgane von untergeordneter Bedeutung sind. Bei Sauerstoffmangel, welcher auch in mit Sauerstoff gut durchgeschütteltem Wasser (20°) erscheint, wenn das Tier an der Luftatmung verhindert wird, werden die in der Norm kaum merklichen und seltenen Kiemendeckelbewegungen auffällig dyspnoisch und dauern ununterbrochen an; aber bald nach der Ventilation der Labyrinthorgane verkleinern sich die Kiemendeckelbewegungen und werden sogar nur periodisch wahrgenommen (auch wenn sich das Tier in ausgekochtem Wasser befindet). Vor jeder Luftventilation erscheinen größere und zahlreiche Kiemendeckelbewegungen, um nach derselben wieder abzunehmen (s. auch Henninger im spez. Teile).

Die Versuche, in welchen eine Kohlendioxydanhäufung im Blute erstrebt wurde, indem die Fische aus kohlensäurehaltiger Atmosphäre ihre Labyrinthorgane füllten, sind nicht eindeutig; auch bei kleinen Kohlensäuremengen entstehen unruhige Bewegungen, darunter auch auffallende Atembewegungen, die aber höchstwahrscheinlich reflektorisch von der zarten Schleimhaut der Luftatemorgane ausgelöst sind; bei größeren Mengen kommen starke Atemexkursionen zustande, worauf, nach mehrmaliger Luftaufnahme und Luftentleerung, sich der Fisch gleichsam erschreckt zum Boden begibt, auffällige Dyspnoë aufweisend: doch ist diese höchstwahrscheinlich schon durch den Sauerstoffmangel verursacht (s. oben).

Nachher hat Henninger (82) die Kiemen- und Luftatmung der Labyrinthfische untersucht und einige den unsrigen ähnliche Beobachtungen gemacht, welche für die Regulation der Atemzentrentätigkeit durch die Blutgase zeugen (s. im spez. Teile).

Die letzten Arbeiten über die Atemregulation der Fische.

Von den Ergebnissen, zu welchen Reuss (147) gelangte, wollen wir einerseits den Nachweis hervorheben, daß infolge von Vermehrung des Sauerstoffgehaltes des Wassers (Durchlüftung mit Sauerstoff) und also auch des Blutes die Atemfrequenz der Regenbogenforelle sinkt und die Exkursionen der Atembewegungen kleiner werden, bis sogar später längere apnoische Pausen erscheinen, während bei nachheriger Durchlüftung mit Luft wieder die normale Atmung zurückkehrt. Der Hauptsache nach hat sich der Autor mit der Kohlendioxydeinwirkung beschäftigt. Seine Versuche sind an freischwimmenden Fischen angestellt, außerdem an zahmen Aquarienfischen, um den störenden Einfluß des Erschreckens vor einem nahe herantretenden Menschen auszuschließen. Zur Erhaltung des konstanten Sauerstoffgehaltes im Wasser und zur alleinigen Erzielung einer Kohlendioxyd-

anhäufung wurde das Wasser mit komprimierten Gemischen von Sauerstoff, Kohlendioxyd und Stickstoff ventiliert und der Kohlensäuregehalt desselben bestimmt. Die anfängliche Unruhe (vielleicht reflektorisch bedingt, s. oben), ist oft mit verstärkten und vermehrten Atembewegungen verbunden (die letzteren sind entweder reflektorisch bedingt oder durch die unruhige Lokomotion verursacht; da sie zuweilen vor der Unruhe erscheinen, könnte man die erstere Annahme machen); diese Unruhe geht vorüber, aber die Dyspnoë wird umso ausgesprochener, indem der in der Norm nur spaltartig sich öffnende Mund und auch der in der Norm nur ganz gering sich abhebende Kiemendeckel sich mächtig bewegen; es ist auch eine Mitwirkung der akzessorischen Atemmuskeln, insbesondere bei den Bewegungen des Maules wahrzunehmen; später sieht man „Schüttelbewegungen“ oder „Speibewegungen“ (schlängelnde Bewegungen des ganzen Körpers, so daß der Fisch sich rückwärts bewegt, das Maul weit aufgesperrt, wobei zuweilen Brechentleerung des Magens zustande kommt); dann treten die ersten Gleichgewichtsstörungen auf („Taumeln“), später liegt das Tier zeitweise in Seiten- oder Rückenlage, rafft sich zuerst durch geregelte Flossenbewegungen zusammen, aber im weiteren Verlaufe der Narkose vollführt es nur ruckweise vorwärts schnellende Bewegungen, bis es dauernd am Rücken liegt, oft mit noch stärker ausgeprägter äußerster Dyspnoë; endlich werden die Atembewegungen unregelmäßig, verkleinert, treten gruppenweise auf, zuerst durch kurze, später durch lange Pausen getrennt; zuletzt erscheint Atemstillstand mit dicht dem Körper anliegenden Kiemendeckeln und halbgeöffnetem Munde. Der ganze Verlauf der Erscheinungen erinnert lebhaft an das Verhalten der Homoiothermen und ist wohl nur auf die zentrale Kohlendioxydwirkung zurückzuführen. Im einzelnen erscheint die Dyspnoë bei 25—32 mg CO_2 in 1000 ccm Wasser, die ersten Gleichgewichtsstörungen bei 50—83 mg, die dauernde Rückenlage bei 88—107 mg. Reuss weist durch abgeleitete Kurven nach, daß die Atemfrequenz parallel mit der Erhöhung der Kohlendioxydkonzentration ansteigt, allerdings nur bis zu einer gewissen Grenze, wonach die lähmende Wirkung sich kundgibt. Für die zentrale Wirkungsweise der Kohlensäure führt der Autor auch seine Narkoseversuche an: in 0,7-proz. Lösung von Veronal werden die Fische nach wenigen Stunden völlig apathisch und regungslos; in Seiten- oder Rückenlage verharrend reagieren sie auf keine mechanischen Reize, während die Atmung in normaler Frequenz und Tiefe vor sich geht; auch nach Uebertragung in ein anderes Gefäß wird sie nicht verändert. Als diese Uebertragung aber in Wasser von bestimmtem Kohlendioxydgehalt stattfand, gewann die Atmung sofort ein dyspnoisches Aussehen, „obwohl hier die periphere Reizung vollständig ausgeschaltet ist“. — Dazu müssen wir allerdings bemerken, daß das „sofortige“ Erscheinen der eigentlich vorwiegend verstärkten, nicht aber stark vermehrten Atembewegungen eben für die reflektorische Wirkungsweise spricht. Es ist ja auch ganz gut möglich, daß die chemische Reizbarkeit die mechanische überdauern kann (wir haben dies z. B. bei den Reflexpräparaten von Fröschen oft gesehen). Aber auch wenn wir die Beweiskraft dieser Beobachtung für die zentrale Wirkungsweise der Kohlensäure auf das Atemzentrum der Fische nicht anerkennen, sprechen doch die früher erwähnten Versuche des Autors für sie; allerdings ist auch hier, wie in den meisten Versuchen, die

zentrale Einwirkung mit der peripheren verknüpft, so daß immer noch die Forderung besteht, Untersuchungen über rein zentrale Beeinflussung des Atemzentrums durch die Kohlensäure anzustellen (s. oben KOULIABKOS Durchspülungsversuche und die Füllung des atmenden Darmkanals von *Misgurnus* mit Kohlensäuregemischen in den Versuchen von BABÁK und DĚDEK). — (Beim Goldfisch haben OSBORNE und MUNTZ (129) bei 1,7 Proz. Atm. Kohlendioxyd zeitweise Behinderung der Atmung gesehen; sonst kam nur Narkose, keine dyspnoëerregende Wirkung zustande.)

Gelegentlich seiner Untersuchungen über das mit dem Leben der Fische verträgliche Sauerstoffminimum hat WINTERSTEIN (200) bei *Leuciscus erythrophthalmus* (Rotauge), nachdem der Sauerstoffgehalt des Wassers auf 1,6 ccm in 1000 ccm gesunken war, eine starke Dyspnoë während 5 Tagen beobachtet; die Frequenz stieg von 70 auf 140 bis 160, die Exkursionen wurden zugleich sehr auffallend; noch der Sauerstoffgehalt von 0,8 ccm in 1000 ccm Wasser war mit dem Leben verträglich, aber bei 0,51, 0,46, 0,38 ccm trat Asphyxie ein, welche schon bei 0,89 ccm verschwand. (S. auch DUNCAN und HOPPE-SEYLER (58), KUPZIS (107), KÖNIG und HÜNNEMEIER (100), bei denen es sich allerdings um fortschreitenden Verbrauch von Sauerstoff in einem beschränkten Wasservolumen handelte.) In derselben Arbeit weist WINTERSTEIN nach, daß die Fische eine verhältnismäßig große Empfindlichkeit gegen Kohlensäure aufweisen, wenn man die Verhältnisse des Kohlensäuredruckes (nicht des Kohlensäuregehaltes) berücksichtigt. — Bei den Untersuchungen über die Atemgröße (s. oben) konnte mit aller wünschenswerten Deutlichkeit nachgewiesen werden, daß die Atemgröße und Atemtiefe mit sinkendem Sauerstoffgehalt bedeutend ansteigen und bei steigendem Sauerstoffgehalt absinken, allerdings nicht proportional, sondern in einem geringeren Verhältnisse. Als Beispiel führen wir an (*Leuciscus* 160 g bei Temperatur 16—17,9° C):

O_2-Gehalt in ccm pro 1000 ccm Wasser	Mittlere Atemfrequenz pro 1 Minute	Atemgröße pro 1 Stunde	Atemtiefe in ccm
6,66	85	2580	0,5
1,83	100	4800	0,8
über 23,—	65	680	< 0,2 (Atm. klein, unregelmäß.)

Bei künstlicher Durchströmung der Kiemenhöhle von *Leuciscus* vermittelst einer in den Mund eingebundenen Kanüle hat WINTERSTEIN zuweilen vollständige Apnoë beobachtet; in Anbetracht der abnormen Versuchsbedingungen zieht er allerdings keine Schlüsse, obwohl die reichliche Sauerstoffversorgung hier wohl sicher wenigstens eine Bedingung des Zustandekommens der Apnoë vorstellt (die Versuche wurden zu dem ganz speziellen Zwecke, der Bestimmung der Ausnutzung des im Wasser gelösten Sauerstoffs durchgeführt, s. auch in diesem Bande des Handb., p. 140).

Bei LOMBROSO (111) wird zwar hervorgehoben, daß bei den Fischen in der Luft keine dyspnoischen Kompensationen vorkommen, trotz dem stark erschwerten Gaswechsel, was der Autor gegenüber der zentral bedingten regulatorischen Dyspnoë ins Feld zu führen geneigt ist; doch sind da höchst unnatürliche, unberechenbare reflektorische Einflüsse zugleich im Spiele. In der späteren Arbeit aber gibt der Autor selbst bei einem in kleiner Wassermenge

befindlichen *Telestes* eine dreifache Vermehrung der Atemfrequenz gegenüber der Norm an; er spricht auch bei späteren Stadien des Aufenthaltes in Oel von einer Dyspnoë. Außerdem hat er doch auch schon in der ersten Arbeit nach einige Zeit dauerndem Aufenthalte der Fische in Oel dyspnoische Atembewegungen wahrgenommen.

Neuerdings hat endlich Roaf (152a) bei dem Seefische *Cottus scorpius* (und auch bei einem *Balanus*, s. p. 332) den Einfluß von Wasserstoffionen und Kohlensäure untersucht: bei dem Fische wird die Frequenz der Atembewegungen mit steigender Konzentration der Wasserstoffionen vergrößert (bei *Balanus* verkleinert); gleichsinnig, aber schwächer wirkt die Kohlensäure; der Autor hält es für wahrscheinlich, daß die Kohlensäure durch ihre Beeinflussung der Wasserstoffionenkonzentration wirkt (was den Sauerstoffgehalt betrifft, so wurde kein sicheres Ergebnis erzielt, was wir der wohl zu kurzen Versuchszeit zuschreiben möchten). Es sind allerdings große Schwierigkeiten vorhanden, den ganzen Kohlendioxydgehalt im Seewasser zu bestimmen. Der Autor hat durch Natriumbikarbonat die Konzentration der Wasserstoffionen unabhängig von der Kohlendioxydtension zu ändern gesucht. — Ueber die Ionenkonzentration des Blutes hat der Autor keine Untersuchung angestellt, auch der Amplitude der Atembewegungen keine Aufmerksamkeit gewidmet.

Ueber den Einfluß des Druckes auf den Atemrhythmus.

Dem Einflusse der Druckverhältnisse auf die Atmung sind nur wenige Untersuchungen gewidmet, obwohl es sich da um verschiedene Beeinflussungen handeln und eine systematische Untersuchung manches für die Auffassung der Atemmechanismen Wichtige ergeben könnte. P. Bert (25) hat beim Aal (montée) unter dem Drucke von $5^1/_2$ Atmosphären statt 78 (in der Norm) nur 20 Atembewegungen in 1 Minute gesehen, bei 10 Atmosphären, welchen Druck die Fischchen ganze Tage aushielten, wurden fast keine Atembewegungen verzeichnet. Brünings (37) gibt an, daß z. B. ein *Leuciscus dobula*, der in der Norm 66 Atemzüge in 1 Minute aufwies, bei einem Wasserdruck von 4 m 79, nach $^1/_2$ Stunde 74 Atembewegungen (und zwar ausgiebigere) zeigte, nachher in die Norm überführt sofort nur 58 (ganz oberflächlich und oft unregelmäßig), nach $^1/_2$ Stunde 65 (normal); bei Dekompression (Wasserdruck — 1 m) wird die Respiration langsamer und sehr unregelmäßig (es wird auch der Kreislauf stark gestört); über die ausgiebige Förderung der Blutzirkulation durch den Wechsel des Wasserdruckes bei den üblichen Schwimmbewegungen des Fisches s. das Original. — Hämpel (79) berichtet über allmähliche Vermehrung der Atemfrequenz bei der Dekompression, Unruhe usw. (s. den Abschnitt über die Schwimmblase; die „Spuckbewegungen" sind wohl durch die Luftblasen ausgelöst, s. p. 619); später vermindert sich die Zahl der Atembewegungen und erscheint Asphyxie. — Brünings glaubte zuerst die Dyspnoë unter dem höheren Wasserdrucke durch kleineren Luftgehalt der tieferen Wasserschichten erklären zu müssen, aber dieselbe zeigte sich auch bei der Kompression derselben Wasserschichten, in denen der Fisch unmittelbar vorher normal atmete, sowie in Medien von verschiedenstem Luftgehalte; demnach soll es sich nur um eine nervös vermittelte Erscheinung handeln. Seine kurzen Versuche lassen sich wohl nur in diesem Sinne deuten (es würde sich lohnen, dem diesbezüglichen nervösen Mechanismus durch geeignete Versuche nachzugehen); aber man müßte noch weitere Untersuchungen über längere Einwirkung der veränderten Druckverhältnisse anstellen, bei denen sich ohne Zweifel auch zentrale Beeinflussungen ergeben würden.

Unsere bisherigen Versuche haben in dieser Hinsicht ergeben, daß die Aenderungen des Atemrhythmus infolge von Druckänderungen größtenteils reflektorisch von der Schwimmblase aus hervorgebracht werden (die Forellenembryonen, welche noch keine Schwimmblase besitzen, zeigen bei Vergrößerung des Luftdruckes oberhalb des Wassers um 160 mm Hg oder bei Verkleinerung um 160 mm Hg unter die Norm keine Reaktionen); bei zahmen Cichlasomen erfolgt bei Druckverminderung eine Vermehrung der Atembewegungen (schon bei 40 mm Hg), und weiter Unruhe, bei Druckvermehrung oft eine Abnahme der Atembewegungen. Es scheint aber die Wirkung der Druckänderung auch davon abzuhängen, ob das Tier an der Oberfläche oder am Boden zu leben gewohnt ist; so z. B. weist *Haplochilus* bei Druckvermehrung (welche ihn zum Boden niederdrückt) eine Zunahme der Atembewegungen (und Unruhe) auf, bei *Misgurnus* aber wird dabei keine Reaktion beobachtet, während umgekehrt die Druckverminderung sehr reizend einwirkt.

Ueber den Einfluß der Temperatur auf den Atemrhythmus.

Ueber die reflektorischen Einflüsse plötzlicher Temperaturänderungen des Mediums s. oben; an dieser Stelle wollen wir nur die Folgen einer Temperaturerhöhung des Zentralnervensystems behandeln. Schon BETHE (27) hat bei den Haien beobachtet, daß mit der Erhöhung der Wassertemperatur bis auf etwa 20—25° C die Respirationszahl rasch ansteigt (darüber hinaus höchstens noch unbedeutend), wobei aber bei verschiedenen Arten und in derselben Art bei verschieden großen Tieren erhebliche Unterschiede vorkommen. Bei stärkerer Aenderung der Temperatur läßt sich deutlich beobachten, daß die Aenderung des Atemrhythmus nur allmählich zustande kommt; auch bei konstanter Temperatur des Mediums läßt sich Verlangsamung resp. Beschleunigung des Atemrhythmus hervorrufen, wenn man dem in flachem Wasser liegenden Tier ein Stück Eis resp. einen warmen Schwamm auf den herausragenden Teil des Schädels legt: es handelt sich somit um eine Folge der Aenderung der Temperatur des Gehirns. — Auch später hebt BETHE (28) bei *Gobius* Vergrößerung der Atemfrequenz bei Steigerung der Temperatur hervor.

Von anderen mehr gelegentlichen Beobachtungen über Steigerung der Atemfrequenz mit wachsender Temperatur des Mediums (z. B. im Sommer gegenüber dem Winter, VAN RYNBERK, 159) abgesehen, hat erst KUIPER (105) diesem Umstande eingehende Aufmerksamkeit gewidmet.

Bei der Erhöhung der Temperatur des Mediums nimmt der Sauerstoffgehalt des Wassers ab, der Sauerstoffbedarf des erwärmten Fisches aber zu. Die vermehrte Durchspülung der Kiemen mit Atemwasser, welche jetzt erforderlich ist, um durch ungestörten Gaswechsel das Wohlbefinden des Tieres zu sichern, kann einerseits peripher bedingt sein (und zwar reflektorisch von den Körperflächen — thermische Reizung, auch chemische (?) Reizung, durch den niedrigeren Sauerstoffgehalt des warmen Wassers — oder lokal, durch erhöhte Temperatur der Muskeln) oder zentral (durch thermische Reizung des Zentralnervensystems, oder durch chemische Reizung und zwar hier wiederum entweder durch erniedrigten Sauerstoffgehalt des Blutes, oder durch Vermehrung von katabolischen Produkten, insbesondere von Kohlendioxyd). Außerdem wird durch die erhöhte Temperatur die Reflexerregbarkeit gesteigert, durch niedrige abgeschwächt. Endlich muß man auch im Auge behalten, daß die vom Zentralnervensystem regulierten Stoffwechselvorgänge je nach seiner Temperatur verschieden beeinflußt werden können. Der Autor schätzt insbe-

sondere die Bedeutung der lokalen Temperaturänderung der Muskeln und die Sauerstoffverarmung des Wassers und des Blutes (als peripheren und zentralen Reizes), endlich auch die Anhäufung von Kohlensäure (als zentralen und peripheren Reizes) insbesondere bei kurzen Versuchen gering ein. Seine Versuche haben nun ergeben, daß bei langsamer Erwärmung die Exkursionshöhe der Atmungsbewegungen und ihre Frequenz stetig zunimmt, was noch einige Zeit bei gleichbleibenden höchsten Temperaturen zu sehen ist; die Zunahme zeigt sich am meisten bei den höheren Graden. Das Umgekehrte findet bei Erniedrigung zur Anfangstemperatur statt. Bei plötzlichen Wärmesteigerungen wird nach reflektorischen Erscheinungen (Inhibition, heftige Körperbewegungen s. oben) eine stete Zunahme der Frequenz und Höhe der Atembewegungen wahrgenommen; wenn die Höhe schon konstant geworden ist, nimmt die Frequenz noch zu; umgekehrt bei plötzlicher Erniedrigung der Temperatur. — Bei langsamer Abkühlung unter eine bestimmte Anfangstemperatur wird Frequenz sowie Höhe der Atemzüge kleiner, wobei, nachdem die Höhe schon konstant geworden ist, die Frequenz wieder anwachsen kann; bei exzessiver Abkühlung wird lange andauernde Atemeinstellung beobachtet, worauf nur ganz geringe Exkursionen erscheinen. Die nachherige Erwärmung steigert die Frequenz, während die Exkursionen noch gering sind. Bei plötzlichem Einströmen kalten Wassers beobachtet man außer den reflektorischen Erscheinungen (Inhibition, s. oben) geringe Frequenz und Höhe der Atembewegungen, länger andauerndes Aussetzen der Atmung und endlich wieder einen langsamen Atemrhythmus mit kleiner Amplitude.

Daraus ist ersichtlich, daß nicht nur periphere, sondern auch „zentrale" Beeinflussungen des Atemrhythmus bei den Temperaturänderungen im Spiele sind. Es läßt sich allerdings eine nähere Bestimmung der verschiedenen nicht reflektorischen Faktoren schwer durchführen.

BAGLIONI (19) hat durch direkte Erwärmungsversuche die Wärmedyspnoë untersucht (z. B. bei *Scorpaena* 24 Atembewegungen bei 24° C in 1 Minute, 62—64 bei 31° C, zugleich mit Vergrößerung der Amplitude usw.). Es handelt sich nicht um eine vorübergehende Einwirkung der raschen Temperaturänderung, da auch je nach den Jahreszeiten unter normalen Verhältnissen solche Unterschiede vorkommen, z. B. im August bei 23° C und Dezember bei 14° C *Scyllium catulus* 52 und 28, *Squatina angelus* 122—134 und 60, *Torpedo ocellata* 60 und 18—20, *Serranus scriba* 56 und 24, *Scorpaena porcus* 18 und 7—9, *Uranoscopus scaber* 37—40 und 12, *Gobius paganellus* 30 und 18, *Conger vulgaris* 48 und 16, *Syngnathus acus* 68 und 30 Atmungen usw.

BAGLIONI führt aber Ausnahmen an, insbesondere bei *Dactylopterus volitans* 38—40 und 34, *Balistes capriscus* 100 und 84, welche Fische überhaupt die niedrigen Temperaturgrade nicht vertragen sollen und im Aquarium bei Beginn des Winters absterben; sie werden niemals in den Wintermonaten im Neapler Golf gefangen, da sie wahrscheinlich zu dieser Zeit nach Meeresgegenden mit milderer Temperatur wandern. Dieses merkwürdige Verhalten des Zentralnervensystems würde eingehendere Erforschung erfordern. BAGLIONI glaubt, daß die Tiefseefische, welche in Meeresschichten leben, die keine Schwankungen der Jahrestemperatur erleiden, keine solchen Aenderungen der Atemfrequenz unter der Einwirkung der Temperatur aufweisen würden. Demgegenüber aber berichtet POLIMANTI (136) von *Apogon rex mullorum* CBP., welcher Fisch im Golf von Neapel nur während der heißen Jahreszeit gefangen wird, daß zwischen 10—25° C

seine Atemfrequenz dem Gesetze der Geschwindigkeit der chemischen Reaktionen gehorcht (bei 10° C etwa 16, bei 15° etwa 27, 20° 39, 25° 63, d. h. $Q_{10} = 2{,}2 - 2{,}57$); es treten allerdings bei etwa 10° C abgeänderte Atembewegungen nach Art der Ausspeireflexe auf (s. oben).

Ein sehr niedriges Temperaturoptimum läßt sich umgekehrt bei den Forellenembryonen nachweisen. Babák (14) hat da bei Steigerung der Temperatur eine Vermehrung der Kiemenatembewegungen nur bis höchstens etwa 15° C sichergestellt; nachher bestand ungefähr die gleiche Frequenz bis etwa 20° C, weiter sank sie rasch ab und wurde unregelmäßig; ja es kann eine fast gleich große Frequenz des Atemrhythmus sogar zwischen 12° und 22° C vorkommen.

Auch Kolff (97) hat gelegentlich ihrer Untersuchungen über die Herztätigkeit der Teleostier dem Temperatureinflusse auf den Atemrhythmus Aufmerksamkeit geschenkt.

Ueber die Beziehung der Hirnteile zur Atemtätigkeit.

Ueber die Beziehung des Gehirns zur Atmung liegen nur geringe Kenntnisse vor. Schon Flourens (61) und Vulpian (192) haben über die Lage des Atemzentrums bei den Fischen nachgeforscht; der letztere findet „le nœud vital à peu près au niveau de la limite postérieure du cervelet“. Steiner (179) sah nach „Abtragung der Mittelhirnbasis“ bei auf dem Rücken oder der Seite liegenden (nur auf Reize beweglichen) Fischen ganz regelmäßige Atembewegungen; nach Durchschneidung der rechten Hälfte der „Brücke“ (welches Gebilde die Rautengrube überspannt und bei den Karpfen groß, bei *Squalius cephalus* klein ist), steht die Atmung auf der rechten Seite still, nach beiderseitiger Operation beiderseitig; nach Durchtrennung „in der Mitte“ sollen keine sichtbaren Störungen der Atembewegungen vorhanden sein. Beim Aale bleibt die Atmung nach querer Durchtrennung der Nackenmarksmitte erhalten (die Lokomotion verschwindet). Bei *Scyllium* (*catulus*, *cunicula*) geht die Atmung nach Durchtrennung des vordersten Teiles des Nackenmarkes ruhig weiter (das gleiche sah Steiner bei *Torpedo ocellata* nach Durchtrennung oberhalb des 1. N. spinalis, ebenso bei *Acipenser*).

Kouliabko (106) hat bei elektrischer Reizung des Gehirns einige Aenderungen am Atemapparate erhalten: von den „Hemisphären“ aus sollen Oeffnungen und Schließungen des Mundes, von den „parties médianes du cerveau“ Oeffnungen und Schließungen der Kiemendeckelspalten, oft zugleich mit Mundbewegungen zustande kommen.

J. H. Hyde (84) hat an Rochen eine sehr bemerkenswerte Arbeit ausgeführt, in der Erwartung, daß man bei den niedrigen Wirbeltieren „a transitional stage of respiratory control, bridging the gap from the simple segmental to the complex central apparatus existing in the brain“ auffinden könnte, wofür schon die morphologischen Verhältnisse zu zeugen scheinen.

Sie hat das Gehirn entweder dorsal oder auch ventral entblößt (bei den Operationen an Medulla oblongata ist die erstere Methode vorteilhafter, weil man von der dorsalen Seite weit genauer die Abgrenzung der einzelnen Lobi verfolgen kann). Das Tier war in einem Netz eingehüllt und wurde künstlich durch den Mund mit frischem

Wasser ventiliert; wenn es sich so fixiert im Aquarium befand, konnte die künstliche Respiration durch mehrere Tage fortdauern.

Die Reizung des peripheren Stumpfes des N. V. ruft Mundbewegungen hervor, diejenige des VII. Oeffnung und Schließung der Spirakel und ebenfalls Mundbewegungen, während nach der Durchtrennung Einstellung derselben zustande kommt. Die Reizung des peripheren Stumpfes des N. IX. ruft respiratorische Stellung des 1. Kiemenbogens hervor, die Durchtrennung vernichtet die Bewegung des letzteren. Die vier Wurzeln des N. X. bringen die inspiratorischen Phasen des 2. bis 5. Kiemenbogens hervor. Der V. Nerv ist am mindesten wichtig für das Respirationsgeschäft, der X. ist am wichtigsten (die Ventilation der 4 hinteren Kiemen reicht für das Leben vollständig aus). Der N. VII. hat wichtige Verbindungen mit den verschiedenen Abschnitten der Oblongata, so daß nach Beschädigung der verschiedenen Lobi der letzteren die Spritzlöcherbewegungen gestört werden können. Der sogenannte Lobus vagi (am Boden des 4. Ventrikels lateral von Fasciculus longitudinalis posterior) enthält die sensorischen Kerne der drei wichtigsten Respirationsnerven und ihm entstammt auch der Rindenknotentraktus oder der sekundäre Vagustraktus, welcher distal durch das Tuberculum acusticum und die Commissura infima Halleri in die laterale Rückenmarkspartie übergeht und wahrscheinlich die Beziehungen zwischen dem Vaguszentrum und den übrigen Zentren vermittelt. Die motorischen Kerne der Respirationsnerven liegen ventral vom Lobus vagi und im Fasciculus longitudinalis posterior.

Die Shockwirkungen kommen am leichtesten an den Spritzlöcherbewegungen zum Vorschein, aber auch an anderen bis sämtlichen Abschnitten des Atemmechanismus, insbesondere bei geschwächten Tieren, und können durch schwache Narkose usw. vermindert, auch durch starke Reizung aufgehoben werden. Es können nach der Auslösung des Shocks schon bald Bewegungen eines einzigen Kiemenbogens und später der anderen, oder des einen Spritzloches oder beider usw. erscheinen.

Jedes Ganglion beherrscht die Tätigkeit der mit ihm segmental verbundenen Atemmuskeln und kann selbständig die Initiative zur Hervorbringung der zusammengesetzten koordinierten rhythmischen Atembewegung ergreifen. Nach der medianen Durchtrennung der Oblongata, welche zugleich proximal von den übrigen Gehirnabschnitten und distal vom Rückenmarke isoliert wurde, besteht auf jeder Körperseite ein selbständiger koordinierter Atemrhythmus. Durch Zerlegung des ganzen zentralen Respirationsmechanismus in zwei (bzw. drei) Abteilungen wird der Atemrhythmus gar nicht vernichtet, wie denn überhaupt keine Stelle auffindbar ist, deren Destruktion zur vollständigen Atemeinstellung führen würde (solange die künstliche Durchspülung des Kiemenapparates erhalten wird): so setzen z. B. das Spritzloch und der 1. Kiemenbogen (VII. + IX. Nerv) und ebenso die 4 übrigen Kiemenbogen (X. N.), wenn ihre Zentralorgane median und transversal von dem übrigen Zentralnervensystem isoliert sind, jederseits ihre Atembewegungen fort; Destruktion eines bestimmten Bereiches des Lobus vagi kann oft nur das gleichseitige Spritzloch, oder den 1. Kiemenbogen, oder den 1. + 2. Kiemenbogen, oder den 3. usw. außer Tätigkeit setzen (es richtet sich die

Wirkung auch nach der Tiefe der Läsion, und auch die vorübergehenden Shockwirkungen auf die benachbarten Nervenmechanismen fallen je nach Umständen sehr verschieden aus).

Aus diesen und anderen zahlreichen Ergebnissen (über welche das Original einzusehen ist) schließt die Verfasserin, daß bei dem Rochen (und dies wird wahrscheinlich mehr weniger für die Fische überhaupt gelten) der zentrale Atemmechanismus in der Mitte steht zwischen der verhältnismäßig einfachen segmentalen Anordnung der die koordinierten Atembewegungen beherrschenden Nervenzellen, wie man sie unter den Wirbellosen (s. insbesondere HYDE bei *Limulus*, p. 354) findet, und zwischen den komplizierten und spezialisierten Atemzentren der höheren Wirbeltiere.

Gelegentliche Bemerkungen über den Einfluß der einseitigen Labyrinthexstirpation auf die Atembewegungen fanden wir bei BETHE (26) (nach rechtsseitiger Operation kleinere Exkursionen des rechten Kiemendeckels bei *Perca fluviatilis*).

Ueber die Folgen der einseitigen und beiderseitigen Labyrinthausschaltung bei *Cobitis* s. im spez. Teile.

Allgemeine Betrachtungen über die Tätigkeit der Kiemenatemzentren bei den Fischen.

Die Uebersicht der bisherigen Untersuchungen über die Regulation der Atembewegungen und über die Tätigkeit der Atemzentren überhaupt hat uns gezeigt, daß man allmählich zu der Ansicht gekommen ist, daß bei den Fischen wesentlich gleiche Bedingungen der Atemmechanismen bestehen, wie bei den übrigen (insbesondere homoiothermen) Wirbeltieren, obwohl die ökologischen Verhältnisse dieser wasserlebenden Vertebraten so grundverschiedene sind. Die von SCHÖNLEIN und WILLEM, sowie von BETHE ausgesprochene Meinung, daß die Atembewegungen der Fische ausschließlich reflektorisch zustande kommen, läßt sich nicht halten. Immer mehr haben sich die Tatsachen gehäuft, welche für den Einfluß der inneren, d. h. der Blutreize auf die Tätigkeit der Atemzentren sprechen, und gleichzeitig wurde auch die reflektorische Seite der Atemregulation näher erforscht. Doch, wie wir noch weiter hervorzuheben Gelegenheit haben werden, sind wir von einer klaren Erkenntnis der nervösen Atemmechanismen der Fische noch recht weit entfernt.

SCHÖNLEIN und WILLEM (164) wollten nur in den durch die Konfiguration der Atemwerkzeuge am Ende der Inspiration resp. Exspiration bedingten peripherischen Reizen die Ursache der nachfolgenden Exspiration resp. Inspiration erblicken, wofür aber ihre Versuche keine ausreichende Stütze abgeben. BETHE (27) sah in dem die Schleimhäute der Atemwege berührenden Wasser einen kontinuierlich wirkenden Reiz, welcher die — seinen Versuchsergebnissen nach vermeintlich fortfallenden — Blutreize ersetzen soll; aber nebstdem kämen nach ihm auch die rhythmischen Reize, welche ebenfalls peripher, durch die Atembewegungen selbst, hervorgebracht werden, zur Geltung. Die weiteren Untersuchungen haben einerseits die Ergebnisse der BETHEschen Kokainversuche als zweifelhaft hingestellt [insbesondere haben ISHI-

hara (86) und Westerlund (196) gezeigt, daß auch bei vollständiger Anästhesie der Kiemen (und Atemwege) die Atembewegungen weiter vor sich gehen können], andererseits wurde nachgewiesen, daß wenigstens der Sauerstoffmangel durch zentrale Vermittlung eine wahre Dyspnoë bedingen kann. In der letzteren Hinsicht gilt dies insbesondere für die Teleostier nach Ishihara und Westerlund, für Fische überhaupt nach Baglioni (19); bei den mit akzessorischen Atemorganen ausgestatteten Fischen läßt sich nach Babák (10, 16) mit aller wünschenwerten Deutlichkeit der dyspnoëerregende Einfluß des Sauerstoffmangels und apnoëerzeugende Einfluß des Sauerstoffüberschusses im Blute demonstrieren; aber auch bei den verschiedenen Süßwasserteleostiern konnte er auffällige dyspnoische und apnoische Zustände als vom Sauerstoffgehalte des Blutes abhängig sicherstellen; nachher hat dies auch Reuss (147) für die Apnoë sowie Winterstein (200) für die Dyspnoë nachgewiesen. Etwas schwieriger läßt sich die Frage der zentralen Beeinflussung des Atemrhythmus durch die Kohlensäure dartun; die ersten Forscher haben wohl mit zu großen Kohlendioxydmengen operiert, so daß sie eigentlich nur reflektorisch-inhibitorische und zentral-narkotische Erfolge gesehen haben; erst Kuiper (105) hat verschieden große Mengen verwendet, aber keine deutliche zentrale Dyspnoë, wie sie bei den höheren Wirbeltieren als regulatorische Wirkung des Kohlensäureüberschusses im Blute bekannt ist, gesehen; Kuliabko's (106) an sich vorzügliche Methode, die Kohlensäure direkt durch künstliche Zirkulation den Atemzentren zuzuführen, scheint unserer Ansicht nach in seinen bisherigen Versuchen keinen sicheren Nachweis einer typischen Dyspnoë geliefert zu haben. Nach Babák und Dědek (16) läßt sich bei dem darmatmenden *Misgurnus* selbst bei großem CO_2-Gehalte in der verschluckten Luft (so daß höchstwahrscheinlich das Blut allmählich mit CO_2 überladen wird) keine unzweideutige Dyspnoë zentralen Ursprungs hervorrufen, während die übrigen Untersuchungen der Autoren eher für reflektorische Wirkungen des Kohlendioxyds auf die empfindlichen Schleimhäute sprechen. Durch seine systematischen Versuche will Reuss für die Kohlensäure eine ähnliche zentrale Beeinflussung des Atemrhythmus bei den Fischen bewiesen haben, wie sie bei den Homoiothermen bekannt ist; aber wir haben oben gezeigt, daß dies nicht für alle seine Versuchsanordnungen gilt. Ohne Zweifel würde erst eine nach Kuliabko's Beispiel systematisch durchgeführte Arbeit — vermittels der Durchspülung des Zentralnervensystems mit einer geeigneten Flüssigkeit, deren Sauerstoff- und Kohlendioxydgehalt nach Belieben reguliert werden könnte — die Frage der zentralen d. h. durch das innere Medium bewirkten Beeinflussung der Atemzentrentätigkeit definitiv entscheiden, wenigstens was die Kohlensäurewirkung betrifft, während uns die dyspnoëerregende Wirkung des Sauerstoffmangels (und apnoëbedingende des Sauerstoffüberschusses) eigentlich schon heute über jeden Zweifel erhaben zu sein scheint.

Es bestehen aber noch verschiedene andere Unklarheiten, von denen wir z. B. erwähnen, daß Kuiper durch seine analytischen Sauerstoffmangel- bzw. Kohlendioxydversuche das Verhalten der Fische in „alt werdendem“ Wasser nicht erklärt findet, indem in diesem Falle eine stetige Abnahme der Atemexkursionen bei zuerst

größerer, dann kleinerer Frequenz stattfindet, während er im Sauerstoffmangel oder aber im Kohlensäureüberschuß nur progressive Abnahme sowohl der Höhe als auch der Frequenz der Atembewegungen sah. Er meint, daß entweder das gegenseitige Verhältnis CO_2 O_2 und nicht der Sauerstoff- oder aber der Kohlensäuregehalt allein physiologisch wirksam ist, oder daß nebstdem noch andere, bisher unbekannte physikalische oder chemische Faktoren (Stoffwechselprodukte?) im Spiele sind. Für die erste Eventualität, nämlich daß das CO_2/O_2-Verhältnis im Wasser peripher auf die Atmung einen Reiz ausübt, führt er auch einige eigentümliche Ergebnisse der Temperaturversuche an (s. oben). Es scheint uns aber, wenigstens was die Versuche mit „alterndem“ Wasser betrifft, daß KUIPER überhaupt nicht berechtigt ist, ihre Ergebnisse mit denjenigen der reinen Sauerstoffmangelversuche direkt zu vergleichen, eben weil die ersteren protrahiert waren, die letzteren aber zu kurz dauerten; denn wie die Resultate der anderen Forscher zeigen, erscheint die typische Sauerstoffmangeldyspnoë bei den Fischen verhältnismäßig spät. Immerhin können wir in einer Hinsicht KUIPER zustimmen, daß (insbesondere bei Temperaturversuchen) die Exkursionshöhe und die Frequenz sich nicht immer parallel ändern. (BABÁK und DĚDEK z. B. haben in den Kohlensäureversuchen insbesondere die Vergrößerung der Exkursionen hervorgehoben.)

KUIPER führt nun aus: die Abnahme der Exkursionen könnte man als Folge einer Abnahme der allgemeinen Erregbarkeit auffassen, während die Aenderungen der Atemfrequenz auf eigentliche Reizwirkungen hinauslaufen würden; beide Faktoren würden oft zugleich auftreten, denn, wenn sich die Erregbarkeit vergrößert hat, können danach früher gleichgültige Vorgänge als Reize wirksam werden. — Es läßt sich bisher nicht beurteilen, inwieweit diese KUIPERsche Auffassung zu Recht besteht.

Es ist weiter hervorzuheben, daß auch in bezug auf die reflektorische Atemregulation nicht alles geklärt ist. Daß eine ausschließliche Reflextheorie der Atemzentrentätigkeit der Fische unhaltbar ist, darüber besteht kein Zweifel. Aber trotzdem nehmen die verschiedensten peripheren Umstände an der Beeinflussung der Atemzentren einen großen Anteil. Dies sieht man z. B. in den REUSSschen Narkoseversuchen, wo die angeblich anästhetisch gemachten Fische in kohlendioxydhaltiges Wasser übertragen sofort eine Dyspnoë aufwiesen (was der Autor mit Unrecht als zentrale Wirkung auslegt, während es sich bei der Unmittelbarkeit der Erscheinung sichtlich um einen reflektorischen Vorgang handelt). Wir haben gelegentlich beobachtet, daß hochgradige Dyspnoë nach langem Aufenthalte in sauerstoffarmem Wasser sogleich nach Uebertragung der Fische in normales Medium eine auffallende Linderung zeigte; wir wollen demnächst diese und andere Beobachtungen eingehender bearbeiten, denn die bisherigen Kenntnisse über die peripherische Reizwirkung des sauerstoffreichen oder sauerstoffarmen Wassers sind ungenügend.

Ueber den mechanischen Einfluß der Berührung (insbesondere der Schleimhäute der Atemhöhle) mit Wasser läßt sich hauptsächlich auf Grund der von ISHIHARA, WESTERLUND, KUIPER, BAGLIONI und LOMBROSO (113) durchgeführten Beobachtungen mit Bestimmtheit sagen, daß er zum Erscheinen des Atemrhythmus nicht notwendig ist (allerdings stellt er einen Hilfsfaktor der Atemregulation dar, und zwar scheint hier in bestimmten Fällen eben die spezifische Natur des Wassers eine Rolle zu spielen, s. BAGLIONI). Wahrscheinlich bestehen hier große Verschiedenheiten unter den Fischen,

ebenso auch bezüglich der chemischen resp. osmotischen Beeinflussung der Schleimhäute der Atemhöhle zwischen den Knorpel- und Knochenfischen.

Ob die von Kolff (97) und auch oft von Polimanti (135) gefundene Vermehrung und Vergrößerung der Kiemenatembewegungen außerhalb des Wassers (sowie auch eine solche, im Vergleich zur Norm, nach Rückkehr ins Wasser — s. Kuiper sowie Kolff) sich als „chemische“ Dyspnoë deuten läßt, ist sehr zweifelhaft; eher könnte man an einen reflektorischen Ursprung dieser Erscheinung denken.

Weit größere reflektorische Bedeutung für die Regulation der Atemzentrentätigkeit als den äußeren Bedingungen des Mediums kommt ohne Zweifel den inneren Reizen zu, wie solche eben in den sich bewegenden Teilen des Atemapparates zustande kommen. In dieser Hinsicht sind insbesondere Deganellos Untersuchungen von Wert, indem dadurch die wichtige Rolle nicht nur des Vagus, sondern auch des Trigeminus nachgewiesen wurde; für — gleichsam „kinästhetische“ — Regulation resp. „Kompensation“ der Atembewegungen nach Störungen des Atemmechanismus zeugen Lombrosos [und auch schon P. Berts und dann Deganellos (51)] Beobachtungen. Nach Schönlein und Willem, sowie teilweise auch nach Bethe hat neuerdings insbesondere wiederum Baglioni eben diese „reflektorische Automatie“ als „Selbststeuerung“ der Atmung mit Nachdruck hervorgehoben, wobei im Gegensatze zu der von Hering und Breuer angenommenen Selbststeuerung (bei den Säugetieren) vermittelst der sensiblen Nerven der Atemorgane hier die sensiblen Atemmuskelnerven in den Vordergrund gestellt werden (s. bei den Vögeln und Säugetieren). Baglioni sieht insbesondere in gewissen „Ausspeireflexen“ (s. p. 618) eine indirekte Stütze dieser Ansicht, indem z. B. zur Entfernung eines Fremdkörpers zuerst eine mächtige Inspiration, danach erst eine starke „Exspiration“ durch den geöffneten Mund vollführt wird, „als ob zum Zustandekommen eines heftigen Exspirationsaktes noch die adäquaten peripherischen Reize eines übertriebenen Inspirationsaktes notwendig wären“. Direkte Beweise dieser „reflektorischen Automatie“, bei der durch die Exspiration eine folgende Inspiration, durch die letztere eine weitere Exspiration usf. ausgelöst würde, liegen allerdings keine vor.

Daß auch Baglioni, dem wir sonst doch einen der schönsten Nachweise der zentralen oder Bluteinflüsse auf die Tätigkeit der Atemzentren gegenüber Schönleins und Bethes Angaben verdanken, wieder Schönleins und Bethes Ansicht über die peripheren Auslösungsreize des Atemrhythmus aufgenommen hat, läßt sich im Zusammenhange mit seiner allgemeinen Anschauung (18) begreifen, nach welcher überhaupt jede Tätigkeit des Zentralnervensystems durch Einwirkung peripherer Reize, also reflektorisch bedingt ist.

Sind die Atembewegungen in ununterbrochenem gleichmäßigem Rhythmus im Gange, so besteht kein Zweifel darüber, daß eben daraus eine rhythmische reflektorische Beeinflussung der Atemzentren resultiert. Nun kommen aber Fälle periodischer Atmung vor, wo Gruppen von Atemakten durch verschieden lange Pausen getrennt sind. Es ist schwer nach der eben skizzierten Hypothese der „reflektorischen Automatie“ sich vorzustellen,

auf welche Weise der Beginn jeder Atemperiode zustande kommt, denn sie erklärt uns nur, daß eine Inspiration durch vorhergehende Exspiration und umgekehrt ausgelöst wird. Man müßte da zu weiteren Hilfshypothesen greifen.

Wir können noch andere Hypothesen erwähnen, für welche ebenfalls gewisse Argumente angeführt werden können. Es könnte die normale rhythmische Tätigkeit der Atemzentren nicht durch periphere („äußere"), sondern durch zentrale, innere Blutreize ausgelöst werden, denn die verstärkende, dyspnoëerregende Einwirkung des Sauerstoffmangels im Blute (wenigstens, nach einigen aber auch der Kohlendioxydanhäufung) ist nachgewiesen. Dieser Schluß, welcher von den Bedingungen der Dyspnoë ausgeht und dieselben auch für die Norm des Atemrhythmus gelten läßt, ist gewiß ebenso berechtigt wie die Hypothese der „reflektorischen" Automatie, welche ebenfalls von den verstärkten, abnormen Phasen des Atemzuges (s. oben) ausgeht. — In dieser Richtung haben insbesondere Babák, und Babák und Dědek das Verhalten des Atemrhythmus der Kiemendeckelbewegungen bei den mit akzessorischen Atemorganen ausgestatteten Fischen gedeutet: bei ausreichender Versorgung des Blutes mit Sauerstoff von den akzessorischen Atemorganen aus wird eine echte Sauerstoffapnoë des Kiemenatemmechanismus wahrgenommen; je nach dem Grade des Sauerstoffmangels im Blute (herbeigeführt durch Verminderung des Sauerstoffgehaltes im äußeren Medium, aus welchem die akzessorischen Atemorgane ventiliert werden) verkürzen sich die apnoischen Pausen zwischen den einzelnen Atemperioden, bis sie vollends verschwinden, und die Kiemendeckelatmung wird endlich typisch dyspnoisch, ununterbrochen. Die Autoren haben demnach vom Sauerstoffmangel des Blutes als dem „eigentlichen Auslösungsreize" der Atembewegungen gesprochen.

Gegenüber dieser Anschauungsweise könnte man einwenden, daß der Sauerstoffmangel des Blutes (vermittelst der — gegenüber den Verhältnissen einer reichen Sauerstoffzufuhr — im Zentralnervensystem entstehenden abnormen Stoffwechselprozesse) nicht als auslösender Reiz, sondern nur als eine die Tätigkeit der zentralen Atemorgane regulierende Bedingung zu fungieren braucht, wie es auf der anderen Seite auch die verschiedensten peripher entstehenden, zentripetalen Innervationseinflüsse tun, denen wir oben die Bedeutung der „Atemreize" abgesprochen haben. Allerdings besitzt die Hypothese der „Blutreizung" der Atemzentren vor derjenigen der „reflektorischen" Automatie den Vorteil, daß sie erklären kann, warum nach einer Apnoë auch ohne periphere Einflüsse, bloß durch Stoffwechseländerungen in den zentralen nervösen Atemorganen eine neue Atemgruppe erscheint. Auf der anderen Seite müssen wir wieder zugeben, daß die Hypothese der „reflektorischen" Automatie über rhythmisch zustande kommende Reize verfügt (wenigstens sofern man an die Lage- und Bewegungsreize denkt), wogegen die Hypothese der „Blutreizung" in dem mehr kontinuierlich wirkenden Sauerstoffmangel die Quelle der Rhythmizität der Atemzentrenentladungen suchen müßte. Aber es wurde wiederholt wahrscheinlich gemacht, daß durch kontinuierliche Reizung diskontinuierliche Lebensäußerungen ausgelöst werden können.

Baglioni hat gegenüber dieser Betrachtungsweise eingewendet, daß auch bei entbluteten Tieren und abgetrennten Köpfen stundenlang sogar rhythmische Atembewegungen beobachtet werden können. Es scheint uns, daß durch diesen Einwand die Hypothese der „Blutreizung" keineswegs als grundlos abgetan ist; ja der Einwand trifft überhaupt nicht das Wesentliche dieser Hypothese. Die letztere will ja nicht behaupten, daß die rhythmische Tätigkeit der Atemzentren durch gleichfalls rhythmische Schwankungen des Sauerstoffgehaltes im Blute verursacht wird; würde sie das tun, so wäre sie allerdings durch die Feststellung eines Fortbestehens der rhythmischen Atmung nach Entblutung widerlegt. Sie wird dagegen, sofern sie nur auf die ausreichende oder ungenügende Sauerstoffversorgung des Zentralnervensystems (bzw. auch die Kohlendioxydanhäufung) Gewicht legt, in den nach Entblutung zustande kommenden, sogar dyspnoëartigen Erscheinungen im Gegenteile eine weitere Stütze erhalten.

Wir haben aber eben hervorgehoben, daß man weder in den peripheren noch in den zentralen Beeinflussungen, welche auf nervösem und chemischem Wege auf die Atemzentren einwirken, die „eigentlichen Atemreize" zu erblicken braucht, sondern bloß regulierende Bedingungen. Man könnte eine noch andere Hypothese aufstellen, die, wenigstens unserer Meinung nach, die größte Wahrscheinlichkeit von allen besitzt (obwohl nach Baglioni keine zwingenden Gründe für sie vorhanden wären).

Wir können uns vorstellen, daß das (anscheinend einfache, eigentlich aber als höchst komplizierter Nervenmechanismus aufzufassende, gar nicht genau lokalisierbare) Atemzentrum eine eigene autochthone, in ihm selbst entstehende, aus seinen (resp. des Zentralnervensystems) Ernährungsprozessen zustande kommende Automatie besitzt. Es entsendet, vielleicht weitgehend unabhängig von irgendwelchen spezifischen Beeinflussungen („Atemreizen"), in die Atemmuskeln rhythmische Innervationsentladungen. Diese gleichsam „primär" automatische rhythmische Tätigkeit würde sekundär einerseits durch chemische, osmotische usw. Aenderungen des inneren Mediums, andererseits auf den Wegen der Nervenbahnen durch periphere Reize der verschiedensten Art abgeändert resp. reguliert (adaptiert). Es würde sich da einerseits um Aenderungen der Erregbarkeit der Atemzentren, also um quantitative Beeinflussung der üblichen Stoffwechselprozesse handeln; aber es könnten vielleicht auch gewisse Einflüsse vermittelst spezifischer Modifikationen der Ernährungsprozesse in den Atemzentren zur Geltung kommen, so daß man dann gewissermaßen wieder von Atemreizen sprechen könnte. — Uebrigens werden wir in den weiteren Abschnitten (Amphibien usw.) Gelegenheit haben, wiederholt diese Probleme zu behandeln und die Wahrscheinlichkeit der hier hervorgehobenen Hypothesen zu prüfen.

Es scheint uns, daß die von Babák (12, 13) bei den Fischembryonen gewonnenen Ergebnisse über die provisorischen Atemmechanismen sowie über die Genese des Kiemenatemrhythmus eine eingehende Beachtung für die theoretische Auffassung des Ursprunges des Atemrhythmus verdienen. Bei manchen Fischembryonen entstehen oft längere Zeit vor dem Funktionieren des Kiemenatemapparates und des zugehörigen Kiemenatemzentrums rhythmische Flossen- oder Schwanzschwingungen (s. weiter unten über

die Atmung der Embryonen), deren Frequenz und Amplitude in Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums steht. In sauerstoffreichem Wasser treten z. B. bei den Cichlidenembryonen durch längere Pausen getrennt kleine Gruppen von Schwanzoscillationen auf. Man könnte da gleichsam von primärer Automatie dieser provisorischen Atembewegungen sprechen; mit dem sinkenden Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums kommt sekundär ein ununterbrochener Atemrhythmus zustande (zugleich mit Verstärkung der Exkursionen). Wir haben bei POLIMANTI (137) ähnliche Angaben über rhythmische Körperoscillationen der *Scyllium*-Embryonen gefunden (s. weiter unten über die Atmung der Embryonen), ebenfalls lange vor dem Erscheinen des Kiemenatemrhythmus: es ist höchst bemerkenswert, daß nach POLIMANTIS Angaben der erst spät einsetzende Kiemenatemrhythmus mit dem ihm vorangehenden Rhythmus der allgemeinen Körperbewegungen, die wir wohl ebenfalls als provisorischen Atemmechanismus auffassen dürfen, völlig übereinstimmt. Es scheint also, wenn man diese sämtlichen Angaben erwägt, die Ansicht begründet zu sein, daß dem ganzen Zentralnervensystem eine ursprüngliche Befähigung zu automatischer Tätigkeit eigen ist, die später nur bei dem nachträglich sich entwickelnden Kiemenatemzentrum erhalten bleibt (s. aber auch weiter die bei einigen erwachsenen Fischen synchron mit den Kiemenatembewegungen erfolgenden Brustflossenschwingungen).

Auch POLIMANTI neigt zu einer ähnlichen Anschauung: er bezieht den Eintritt der Kiemenatembewegungen auf asphyktische Zustände, die sich allmählich bei dem heranwachsenden Embryo entwickeln und auch die allgemeine motorische Hyperaktivität bedingen sollen; die Asphyxie wirkt „als Reiz zur Auslösung der Atembewegungen“; da die morphologische Entwicklung des ganzen Kiemenatemapparates endlich weitgehend fortgeschritten ist, so erscheint „die erste Respiration“, welche dann im Sinne der BREUER-HERINGschen Lehre die weiteren bedingen soll. (Ueber die zuletzt angeführte Ansicht s. p. 652.)

Was die Ontogenie der Tätigkeit des Kiemenatemzentrums betrifft, so hat BABÁK insbesondere bei Cichliden-, *Haplochilus*- und Forellenembryonen (s. 12, 13, sowie nach neuen bisher unveröffentlichten Ergebnissen) zuerst ein unregelmäßiges Aufsperren des Mundes gesehen, das zuweilen auch längere Zeit bestehen bleiben kann; später erscheinen Gruppen von mehr oder minder regelmäßigen Oeffnungen und Schließungen des Mundes und der Kiemendeckel, oft durch lange Pausen getrennt. Diese Stadien der Atemtätigkeit könnte man als Aeußerung der autochthonen, primären periodischen Innervationstätigkeit des sich heranbildenden Kiemenatemzentrums auffassen. Endlich erscheint ein mehr oder minder regelmäßiger ununterbrochener Kiemenatemrhythmus, der sich als eine sekundäre, durch Hinzutreten der verschiedenen Regulationsvorgänge bewirkte Form des Atemrhythmus ergeben würde.

In der letzten Zeit endlich hat BABÁK (15) bei der erwachsenen *Loricaria* unter ganz normalen Bedingungen eine typische periodische Atmung nachgewiesen, welche bei verschiedenen Beeinflussungen — seien es periphere, reflektorische oder zen-

trale, d. h. durch den Sauerstoffmangel des Blutes — in einen ununterbrochenen Atemtypus übergeht. Es läge da gleichsam eine Illustration der geschilderten Hypothese über primäre und sekundäre Automatie bei einem erwachsenen Fische vor. Wir verweisen übrigens auf unsere Untersuchungen über die Entwicklung des Atemrhythmus bei den Amphibien. [Neuerdings hat auch mit uns FOÀ (62) die Wahrscheinlichkeit anerkannt, daß der periodische Atemtypus die Anfangsform vorstellt, in welcher sich die Automatie des Atemzentrums äußert.]

Ueber die Kiemenatemfrequenz bei verschiedenen Fischen und unter verschiedenen Lebensbedingungen.

Die Frequenz (und die Amplitude) der Kiemendeckelatembewegungen weist bei den verschiedenen Fischarten und auch bei verschieden großen Exemplaren einer und derselben Art große Unterschiede auf. Ueber M'KENDRICKS (125) Beobachtungen über die Höhe der Exkursionen haben wir schon oben berichtet. Bezüglich der Frequenz gibt dieser Autor als Extreme an *Motella* und *Labrus* („blue wrasse") mit 15, *Leuciscus phoxinus* und *Gasterosteus* mit 120 Atembewegungen in 1 Minute. Die Spezifizität der Art gibt sich dadurch kund, daß annähernd gleich große Tiere weit differieren: (2—4 Zoll) *Leuciscus phoxinus*, *Gasterosteus* 120, *Cobitis* 90, *Leuciscus vulgaris* 72, *Cyclopterus* 60, *Cyprinus gebelio* 40; (6—10 Zoll) *Clupea* 90, *Carassius auratus* 60, *Perca* 51, *Platessa* 40, *Zeus* 22, *Motella* 15, *Labrus* („blue wrasse") 15; (11—14 Zoll) *Labrus* („common wrasse") 60, *Tinca* 45, *Acanthias*, *Esox*, *Morrhua* 36, *Merlangus* 27. Bemerkenswert ist aber, daß auch nahe verwandte und fast gleich große Fische außerordentliche Unterschiede der Atemfrequenz aufweisen können: *Labrus*, und zwar ein 9 Zoll langer „blue wrasse" zeigte 15, ein 11 Zoll langer „common wrasse" 60 Atemzüge in 1 Minute. Die „slow breathers" sollen sich durch ein bemerkenswertes Regulationsvermögen ihres Atemrhythmus auszeichnen.

Von P. BERTS (25) Zählungen heben wir hervor, daß bei gleichen Gewichten *Anguilla* 28, „goujon" 60 Atembewegungen aufwies. Die kleinen *Syngnathus* und *Hippocampus* zeigen etwa 33, die großen „plies", „rougets", „raies" etwa 60 Atembewegungen. Bei der gleichen Art kommt die Körpergröße zur Geltung: *Conger* 1 m lang 10, etwa 0,5 m lang 25; kleiner „chien de mer" 29, großer 17; Karpfen von 1,3 g 92, 37 g 35, 120 g 8. — [VARIGNY (189) hat für *Platessa vulgaris* 36—80, *Gunellus vulgaris* 80—140, *Callionymus lyra* 20—52, *Trachinus vipera* 66—102 in 1 Minute angegeben.] Vergleicht man die von KOLFF (97) in ihrer Tab. I angeführten Zahlen, so findet man ebenfalls bei kleineren *Telestes* (usw.) größere Zahlen als bei großen; s. auch BRÜNINGS (37, p. 625).

Auch BAGLIONI (19) gibt einige Zahlen an, wobei aber die Maße der Tiere fehlen (23 ° C *Scyllium catulus* 52, *Squatina angelus* 122—134, *Torpedo ocellata* 60, *Serranus scriba* 56, *S. hepatus* 30—36, *Scorpaena porcus* 18, *Uranoscopus scaber* 37—40, *Trigla corax* 89, *Dactylopterus volitans* 38—40, *Gobius paganellus* 30, *Blennius gattorugine* 120, *Labrus festivus* 150, *Conger vulgaris* 48, *Muraena helena* 26, *Syngnathus acus* 68, *Balistes capriscus* 100). Ein großer *Trachinus draco* wies 26, ein kleinerer 44 auf.

Ducceschi (56) hat unter anderem auch der Atemzahl der Fische in seinen Untersuchungen über „das Gesetz der Tierbewegung" Aufmerksamkeit geschenkt und gefunden, daß gleich große (lange) Fische verschiedener Art sich stark unterscheiden können (z. B. etwa 15 cm *Scorpaena porcus* etwa 13, *Trachinus draco* 65, *Sargus Rondeletii* 82; etwa 25 cm *Scorpaena porcus* 9, *Trachinus draco* 56, *Sargus Rondeletii* 61). Bei derselben Art nimmt die Zahl der Atembewegungen mit Vergrößerung des Tieres ab: *Scorpaena porcus* 6 cm 40—44, 8 cm 18—20, 15 cm 12—14, 29 cm 9, 38 cm 5,5—7,5, 60 cm 3—4; *Trachinus draco* 13 cm 64—68, 25 cm 54—58; *Lichia glauca* 28 cm 64—68, 30 cm 36—38; *Serranus gigas* 40 cm 11—13, 55 cm 6,5. Dies Verhalten ließe sich nach Ducceschi erklären einerseits aus der allgemeinen, für alle Muskeln geltenden Regel, daß mit dem größeren Volumen der Organe die Frequenz ihrer motorischen Tätigkeit sich verkleinert, andererseits daraus, daß die größere Inanspruchnahme der Muskulatur bei den kleinen Tieren einen stärkeren Gaswechsel erfordert. Aber es bestehen wohl noch andere Faktoren (die relative Größe der Atemfläche? usw.). Was die Altersverschiedenheiten bei einer und derselben Art betrifft, so handelt es sich sichtlich um interessante Aenderungen in der Tätigkeit des Zentralnervensystems.

Bei *Mustelus canis* Mitch. hat neuerdings Parker (130) den Einfluß verschiedener Sinnesreize auf die Bewegungen studiert. Das normale Tier weist 35—45 Atembewegungen in 1 Minute in der Ruhe, 50—55 bei ruhigem Schwimmen auf.

Neuerdings bezweifelt Polimanti (135) die Beziehung zwischen der Größe des Tieres und der Atemfrequenz und hebt für *Scorpaena* hervor, daß sowohl große als auch kleine Exemplare fast immer unbeweglich über dem Boden stehen.

Bei den schlafenden Fischen (s. darüber z. B. Werner, 195) werden langsame und schwache Atembewegungen vorgefunden. *Amiurus nebulosus* z. B. wird zuweilen halbmondförmig gekrümmt an der Wasseroberfläche schwebend oder an einer Wasserpflanze hängend angetroffen, wobei die Atembewegungen angeblich sogar vollständig sistiert sind. Auch bei *Misgurnus fossilis* und *Cobitis taenia* gibt dies Werner an (doch bemerkt er, daß dies „ausnahmslos nur bei sehr warmem Wetter oder in sauerstoffarmem Wasser" vorkommt; demgegenüber kennen wir diese Erscheinungen auch bei sauerstoffreichem und kaltem Wasser, während Sauerstoffmangel und Wärme eher störend sind; s. übrigens auch p. 639). Auch Romeis (153) beschreibt die bis zu 2 Stunden auf einer Körperseite flach den Blättern nahe der Wasseroberfläche aufliegenden Fische (*Paratilapia multicolor* recte *Haplochromis strigigena*), deren Atembewegungen verlangsamt sind (er findet ebenfalls keine Beziehung zum Sauerstoffmangel). Viele Fische schlafen am Boden, fast regungslos (über die Labyrinthfische s. den spez. Teil). Krüger (102) berichtet über die Schlafstellungen von *Fitzroya lineata*, *Rhinodoras*, *Rivuli*, *Leporinus melanopleura* (die Atembewegungen werden da ruhig fortgesetzt). Von *Dormitator maculatus* ist bekannt, daß er auf seine Brustflossen gestützt sehr oft „augenscheinlich fest schlafend" an den Pflanzen hängt (s. z. B. Reuter, 149), nur leise Bewegungen der Brustflossen verraten, daß noch Leben in dem Tiere steckt, und erst bei starken Erschütterungen des Wassers, z. B. wenn man mit dem Finger gegen die Scheiben klopft, springt er plötzlich auf, oft sogar bis über die Wasserfläche, um schleunigst im Schlamm oder Pflanzendickicht zu verschwinden (s. auch Fraenkel, 63, Reinhart, 145).

Im Winterschlafe (bei etwa 4—6° C) weisen die meisten Cypriniden, Muräniden usw. Hand in Hand mit der weitgehenden Abschwächung der sämtlichen Lebenserscheinungen (in gleichsam lethargischem Zustande) minimale Atembewegungen auf (s. z. B. HAEMPEL, 79a; es werden mitunter nur 1—2 Herzschläge in 1 Minute gezählt). Es wird auch über den Sommerschlaf der Fische mehrfach berichtet; nach HAEMPEL kommt derselbe hauptsächlich bei den tropischen Fischen vor (Panzerwelse, *Galaxias* u. a.); solange der Schlamm noch eine breiige Masse bildet, kommen die Fische an die Oberfläche und bedienen sich der Luftatmung (Siluriden, Ophiocephaliden, Labyrinthfische — s. auch weiter unten und im spez. Teile); letztere pflegen bei hoher Wassertemperatur an der Wasseroberfläche zu schweben oder sich im Blättergewirr einzurollen, worauf jede Bewegung, selbst jene der Atmung vollkommen eingestellt wird (über die Dipnoer s. im spez. Teile). Auch von Schmerlen (Acanthopsiden) und Schleien (*Tinca*) wird berichtet, daß sie sich bei großer Hitze in den Schlamm einbohren, auf die Seite legen und in „Wärmestarre“ verfallen. Nach ANTIPA (2) lassen sich in den ausgetrockneten Inundationsgebieten der unteren Donau (unter Fahrwegen) eingeschlossene Schlammpeitzger (*Misgurnus fossilis*) auffinden, angeblich sogar an solchen Orten, welche während eines Jahres nicht überschwemmt waren; genaue Untersuchungen darüber wären erforderlich.

Eine eigentümliche Abänderung der Bewegungen des Kiemenapparates stellt das Ausspritzen des Wassers bei dem „Schützenfische“ (*Toxotes jaculator*) dar (der Fisch „schießt“ auf diese Weise die oberhalb der Wasseroberfläche an den Stengeln usw. ruhende Beute herab, indem er sich fast horizontal nahe der Wasseroberfläche einstellt, eine Weile „zielt“ und dann bei „geschlossenem Maule“ durch die Oeffnung, welche der den Oberkiefer überragende Unterkiefer vorn bildet, einen Wassertropfen in gerader Linie schleudert, s. MEISSEN, 121).

Die Beziehung zwischen dem Kiemenatem- und Herzrhythmus.

Ueber die Beziehung des Atem- und Herzrhythmus bei den Fischen haben in der letzten Zeit eine Reihe von Autoren interessante Untersuchungen angestellt. SCHÖNLEIN und WILLEM (165) haben bei den Selachiern teilweise Annäherung der beiden Rhythmen in der Norm wie auch bei verschiedenen Beeinflussungen sichergestellt. THESEN (183) hat bei den Knochenfischen (*Crenilabrus, Zoarces, Cottus, Trigla, Conger, Carassius*) sehr regelmäßig in jeder Herzpause eine Atembewegung gesehen, während nach einer Störung die Atmung allein sich beschleunigen soll. BRÜNINGS (37) hat eingehender die Beziehung der beiden Rhythmen untersucht und eine weitgehende Uebereinstimmung gefunden; es soll die Atmung Druckschwankungen im Pericardialraume zur Folge haben, wodurch die Blutzirkulation gefördert wird (Beschleunigung bei Ausatmung, Verlangsamung bei Einatmung). COUVREUR (44) hat bei *Torpedo marmorata* keine solche Korrelation gesehen, während BETHE (27) später bei Selachiern sie wieder erwähnt (s. den spez. Teil). KOLFF (97) erkennt eine gewisse Korrelation beider Rhythmen an, aber im Grunde hält sie die Atemfrequenz und Herzfrequenz für unabhängig voneinander (wofür eine Reihe von Belegen angeführt werden, welche im Original nachzulesen sind; s. auch BAGLIONI, 19, insbesondere bei der durchscheinenden jugendlichen Form von *Arnoglossus*).

Bemerkenswert ist insbesondere das Verhalten der beiden Rhythmen bei Steigerung der Temperatur, wo beide Rhythmen unabhängig voneinander ihr Maximum erreichen. Ueber die letztere Frage hat BABÁK

(14) spezielle Untersuchungen an Forellenembryonen durchgeführt und eine Dissoziation der sonst vollständigen Synchronie der beiden Rhythmen über 16.5° C sichergestellt: bei dieser Temperatur wird die weitere Erhöhung der Atemfrequenz eingestellt, zugleich mit der Abschwächung der cardioregulatorischen Tätigkeit des Zentralnervensystems, weshalb der Herzrhythmus, welcher bis dahin durch hemmende Innervation in gleichem Tempo mit der Atemfrequenz unterhalten wurde, sich plötzlich steigert, den Gesetzen der durch Temperaturerhöhung bewirkten Beschleunigung der Lebensprozesse gehorchend.

In ihren Versuchen über die Einwirkung der intravenösen Injektion von Salzlösungen auf die Atem- und Herztätigkeit (sowie den Blutdruck) bei den Rochen hat Hyde (85) nachgewiesen, daß fast regelmäßig die vergrößerte Kraft der Herztätigkeit Hand in Hand mit vergrößerter Kraft der Atembewegungen einhergeht; aber sie hat auch in manchen Versuchen weitgehende Dissoziation der beiden Rhythmen verzeichnet.

Andere (insbesondere rhythmisch tätige) Atemmechanismen.

Außer den Kiemenatembewegungen kommen noch andere rhythmische Bewegungen im Dienste des Gaswechsels vor. Bei den Embryonen sind dies die Schwanz- oder Flossenschwingungen, deren Rhythmus sogar durch spezielle Atemzentren je nach dem Sauerstoffgehalte des Wassers reguliert wird (s. Babák, 12, 13); in dem Abschnitt über die Atemmechanismen der Embryonen werden noch andere ähnliche Beobachtungen angeführt. Es scheint aber, daß auch bei den erwachsenen Fischen insbesondere die Brustflossenschwingungen den Wasserwechsel erleichtern können, sofern sie im gleichen Rhythmus mit den Kiemenatembewegungen erfolgen: es wird da das aus den Kiemendeckelspalten hervordringende Wasser rasch distalwärts befördert. Wir haben z. B. bei den verschieden Cichliden, welche ruhig schwebten oder am Boden saßen, eine solche Korrelation der Kiemen- und Flossenbewegungen sehr oft beobachtet. Die Korrelation erhält sich auch, wenn wir die Zahl der Kiemenatembewegungen künstlich erhöhen, z. B. indem wir das Wasser sauerstoffarm machen. Da auch die Art dieser Flossenschwingungen von den Balancierungs- und Lokomotionsbewegungen abweicht, könnte man da von wirklichen Nebenbewegungen oder konkomitierenden Atembewegungen sprechen, welche denjenigen z. B. der Säugetiere analog wären (Nasenlöcherbewegungen usw.).

Ueber den Respirationsrhythmus der Brustflossen bei den Plectognathen, welcher sogar die Kiemenatembewegungen ersetzen soll, s. im spez. Teile (es sind da spezielle physiologische Ermittlungen sehr wünschenswert).

Eigentümliche rhythmische, tage-, ja monatelang andauernde Körperbewegungen kann man zuweilen an den Aquarienfischen (Zahnkarpfen, aber auch *Haplochilus*, *Fundulus* u. a.) beobachten, wenn dieselben nicht vollkommen wohl sind. In der aquaristischen Literatur wird gewöhnlich von „Schaukel-“, neuerdings auch von „Schüttelbewegungen“ gesprochen. Es sind dies leichte in horizontaler Ebene erscheinende Wellenbewegungen, durch die der Fisch nicht verschoben wird. Man könnte einiges zugunsten der Anschauung anführen, daß es sich hier um einen gewissen Ersatz für den behinderten Gaswechsel handelt, indem das gewöhnlich nahe der Oberfläche schwebende Tier auf diese Weise das Wasser durchmischt (die Er-

scheinung wird besonders im Winter in nicht künstlich durchlüfteten, infolge der ungenügenden Sauerstoffentwicklung der Pflanzen sauerstoffarmen Aquarien angetroffen, aber auch sonst bei Erkrankungen der Kiemen usw.; durch Wassererneuerung oder Ventilation läßt sich das „Schaukeln" oft beseitigen); demgegenüber läßt sich aber wieder darauf hinweisen, daß die Kiemenatembewegungen solcher Tiere keine auffällige Dyspnoë aufzuweisen brauchen. — Es ist bemerkenswert, daß van Rynberk (155, 156) bei *Scyllium catulus* nach leichten Rückenmarkstraumen ganz ähnliche andauernde rhythmische Körperbewegungen sah (an welchen er inhibitorische Erscheinungen studierte); es könnte sich also bei den eben angeführten „Schaukelbewegungen" ebenfalls um eine Folge der Abschwächung des normalen Hirneinflusses handeln. Ueber die rhythmischen Körperoscillationen der Haifischembryonen s. oben und weiter unten bei Polimanti (137).

Ueber die Hautatmung sowie Mundschleimhautatmung s. bei Winterstein, dies. Teil des Handb., p. 140, dann weiter unten in dieser Abhandlung über die Luftatmung der Fische, über die Atmung der Embryonen, im spez. Teile die Polypteriden, Dipnoer, Cypriniden, Siluriden.

Die Selachier besitzen im Embryonalleben nach Clemens (42) wahrscheinlich insgesamt äußere Kiemen, denen aber wohl außer der respiratorischen Tätigkeit noch andere zukommen (Absorption von Nahrungsstoffen: Dohrn). Von Salensky und Parker werden fadenförmige äußere Kiemen der Embryonen von *Acipenser*, von Götte bei *Cobitis* erwähnt. Bei den Ganoiden findet man Kiemendeckelkiemen, die dem hinteren Rande des Kiemendeckels aufsitzen (*Polypterus* nach Steindachner, *Calamoichthys* nach Clemens). Die äußeren Kiemen der Dipnoer (*Protopterus*, *Lepidosiren*) sind nach Clemens völlige Analoga der äußeren Kiemen der Amphibien und können auch bei ganz ausgewachsenen Exemplaren vorkommen (bei *Ceratodus* ist die Anwesenheit der äußeren Kiemen zweifelhaft, auch nach den neuen Arbeiten von Semon). S. auch die Mormyriden im spez. Teile.

Ueber die Luftatmung der Fische

Als eine insbesondere bei Sauerstoffarmut des Wassers (aber auch bei Kohlensäureeinwirkung, s. z. B. Osborne und Muntz 120; Winterstein, dies. Handb., p. 142) vorkommende Modifikation der Atembewegungen ist das früher als „Luftschnappen" an der Wasseroberfläche bezeichnete Verhalten der Fische anzuführen, welches Babák (11) als Mundventilation, Winterstein (200) als „Notatmung" bezeichnet; während frühere Autoren von Luftatmung sprachen, Baglioni (10) das Luftaufnehmen und Luftentleeren als reflektorische Ausspeibewegungen, durch Luftreizung der Schleimhäute hervorgebracht, erklärte (indem die Fische bei Behinderung des normalen Gaswechsels sauerstoffreichere Oberflächenschichten aufsuchen und dabei gelegentlich bei den heftigen Kiemenatembewegungen auch Luft in die Mundhöhle einziehen), hat Babák nebst der Atemtätigkeit der Mundschleimhaut auf die Sauerstoffsättigung des Atemwassers bei Durchschüttelung desselben mit den Luftblasen Gewicht gelegt, und Winterstein hat den ganzen Mechanismus eingehend als einen sehr zweckmäßigen Notbehelf beschrieben (s. den ersten Abschnitt in diesem Teile des Handbuches, p. 144).

Gegen Baglionis Auffassung und für unsere und Wintersteins Ansicht führen wir noch die ganz gewöhnliche Beobachtung, die wir in unseren Aquarien

machen, an, daß sich manche Fische (auch in genügend durchlüftetem Wasser) mit Vorliebe in die Nähe der Durchlüftungskörper stellen, ja sogar senkrecht mit dem Kopf nach unten, um mit sichtlichem Behagen die Luftblasen in ihre Mundhöhle aufzunehmen. — Daß viele Fische auf das Lufteindringen nicht durch Ausspeireflexe reagieren, dafür zeugen außer den früher erwähnten Beispielen auch z. B. *Rivulus*-Arten (s. weiter unten).

Diese Luftventilation des Atemwassers in der Mundhöhle scheint (Babák, 11) gleichsam eine Vorstufe des Luftverschluckens und der bei einigen Fischarten entwickelten Darmatmung vorzustellen. Dies hat Babák an den einheimischen Cobitinen wahrscheinlich gemacht, wo *Misgurnus fossilis*, *Cobitis taenia* und *Nemachilus barbatula* verschiedene Grade der Ausbildung des Darmatmungsmechanismus aufweisen, Hand in Hand mit den ökologischen (insbesondere auch den Sauerstoff-)Verhältnissen ihrer Aufenthaltsorte (s. den spez. Teil, insbesondere Cobitidinae, Siluridae, Loricariidae, Symbranchidae, sowie Wintersteins Bericht in dies. Handb.).

Die speziellen akzessorischen Luftatmungsorgane (s. auch schon bei Winterstein in dies. Handb.) kommen insbesondere bei den „Labyrinthfischen" als suprabranchiale Gebilde vor; über den Mechanismus der Luftentleerung und Luftfüllung derselben bestehen heutzutage größtenteils nur Hypothesen, worüber sowie über die ökologische Bedeutung dieser Organe überhaupt im spez. Teile berichtet wird (s. auch oben). Andere Atmungsorgane s. bei den Siluridae, Clupeidae, Characinidae, Osteoglossidae. Lungenartige Auswüchse der Kiemenhöhle (Bridge) s. bei den Symbranchidae und Amphipnoidae, sowie bei *Saccobranchus* (Siluridae), Pantodontidae, Gobiidae.

Ueber die Beziehung der Schwimmblasen zum respiratorischen Gaswechsel hat schon Winterstein in diesem Abschnitte des Handb., p. 154 systematisch berichtet; wir verweisen auch auf den spez. Teil unserer Abhandlung, insbesondere Holostei, Osteoglossidae, Phractolaemidae, Cyprinidae, Siluridae. Ueber die Lungensäcke s. bei den Dipnoern. — Im ganzen scheint die Schwimmblase größtenteils eine statische Aufgabe zu besitzen, und auch bei den oben erwähnten Fischabteilungen, wo sie spezielle morphologische Atemanpassungen aufweist, ist ihre respiratorische Tätigkeit oft derjenigen des Kiemenapparates untergeordnet.

Da ein gewisser Teil der Teleostei mehr oder minder weit offene Schwimmblasengänge besitzt, was wahrscheinlich überhaupt für einen frühen Zeitpunkt der embryonalen Entwicklung zu gelten scheint, hat man insbesondere bei diesen „Physostomi" (gegenüber den „Physoclisti") an eine zeitweilige Aufnahme von Luft aus der Atmosphäre gedacht (hierher gehören Malacopterygii, Ostariophysi, Apodes, Haplomi, s. Bridge, 35). Winterstein (s. insbesondere p. 173) führt aber an, daß schon ältere Autoren eingesehen haben, daß die anatomischen Verhältnisse gegen Luftverschlucken in die Schwimmblase sprechen; außerdem kennen wir andere Mechanismen der Gasfüllung der Schwimmblase. Es bliebe nur für die Oberflächenfische die Möglichkeit der Luftaufnahme aus der Atmosphäre diskutabel. Thilos (185) weitgehende Befürwortung einer Ventilation der Schwimmblasen findet Winterstein nicht beweiskräftig. Größere

Aufmerksamkeit würden unserer Meinung nach vielleicht nur die von Thilo zusammengestellten Beobachtungen (Vogt, verschiedene Praktiker) über die Luftfüllung der Schwimmblasen bei den Jungfischen verdienen: so sollen sich z. B. die jungen Salmoniden oft so sehr mit Luft, die sie an der Wasseroberfläche verschlucken, vollpumpen, bis sie trommelsüchtig werden; die angeblich sehr dehnbare Schwimmblase kann da fast die ganze Bauchhöhle ausfüllen; sie kann sich durch den Mund wieder entleeren und die ganze Erscheinung soll sich oft mehrmals wiederholen. Bei den Blicken (*Cyprinus blicca*) soll 5 Tage lang nach dem Ausschlüpfen Luft in eine kleine Ausstülpung des Schlundes, welche sich zur Schwimmblase entwickelt, eifrig verschluckt werden und die Tiere sollen, daran gehindert, sterben, was dagegen bei etwas älteren nicht mehr der Fall wäre; v. Baer, von dem diese Beobachtung herrührt, hebt hervor, daß der Luftgang bei den jungen karpfenartigen Fischen sehr weit ist. Die in die Schwimmblase der durchsichtigen Jungfische eindringende Luft läßt sich direkt verfolgen.

Aber auch ohne mit besonderen Luftatmungsorganen ausgestattet zu sein, pflegen gewisse Arten den Luftaufenthalt aufzusuchen (s. z. B. *Rivulus*-Arten im spez. Teile bei Cyprinodontidae).

Ueber die Lebensdauer der Fische in der Luft s. auch die neue Zusammenfassung bei Polimanti (135). Es ist bekannt, daß einige Clupeiden fast unmittelbar nach dem Herausnehmen aus dem Wasser absterben. Ueber die Beziehung der Lebensweise zur Widerstandsfähigkeit gegenüber der Asphyxie s. Noe (127). — Durch die Verkleinerung der atmenden Kiemenoberfläche in der Luft wird, wie schon Flourens erkannt hatte (s. auch Milne-Edwards, 123, Bert, 25 usw.), eine weitgehende Beeinträchtigung des Gaswechsels verursacht; daß aber in der Luft die Atemtätigkeit in den Kiemen dennoch vor sich geht, davon zeugen z. B. die von Richet (151) angeführten Beobachtungen, daß Fische in der Luft oft länger überleben als im Wasserstoff (Humboldt und Provençal, 130).

Ueber die Atmung der Embryonen, insbesondere über die provisorischen Atemmechanismen.

Bei den Embryonen geht der Gaswechsel zu der Zeit, in der die Kiemenatmung noch nicht vorhanden ist, da die Schlundkiemenhöhle sich erst in Ausbildung befindet, auf der ganzen Körperoberfläche, besonders auch auf der großen Dottersackoberfläche vor sich (s. darüber z. B. bei Maurer, 117). Ueber die mögliche Schwanz- und Flossenatmung s. weiter Babák (12, 13).

Ueber die Atembewegungen der Fischembryonen in den Eihüllen und nach dem Ausschlüpfen sowie nach dem Geburtsakte bei den Lebendgebärenden wurden erst in der letzten Zeit Erfahrungen gesammelt, obwohl zerstreute Angaben sich auch in der älteren ichthyologischen Literatur sicher finden werden.

Paton (134) hat bei 3,5 cm langen Embryonen von *Pristiurus* (*melanostomus*) das Vorderende, gelegentlich zugleich auch das Schwanzende schwache laterale Beugungen vollführen sehen, in einem mehr oder weniger regelmäßigen Rhythmus von 1—2 Sekunden-Intervallen, wobei Gruppen von Beugungen, durch einige Sekunden dauernde Pausen voneinander getrennt waren; es scheint, daß eigent-

lich nur der Mittelkörper diese Bewegungen ausführt. Bei 4 mm langen Embryonen von *Pristiurus*, *Scyllium*, *Torpedo* sind die Bewegungen auffälliger. Allmählich werden die Bewegungen komplizierter: „already in the case of *Pristiurus*, *Scyllium* and *Torpedo* at 15 mm a rotatory motion appears and at 20 mm this has become a true screw movement which adds considerably to the rapidity of the progression. At 22 mm the embryo is almost constantly engaged in twisting and untwisting the long narrow body and tail.“ Bei 16 mm langen *Salmo fontinalis* und *Salmo salar* werden Bewegungen des Unterkiefers gesehen, „while the gills move rhythmically and rapidly as early as 13 mm“. — Der Autor faßt die früher erwähnten allgemeinen Körperbewegungen zwar nicht als im Dienste des Gaswechsels stehend auf, aber es ist möglich (s. unsere weiter unten angeführten Beobachtungen), dieselben in diesem Sinne zu deuten, sofern sie ohne besondere Reize gleichsam automatisch zustande kommen (wo die Embryonen aus den Eihüllen vorzeitig entfernt worden waren usw., muß man allerdings mit solchen Schlüssen vorsichtig sein).

Polimanti (137), der ebenfalls über Patons Beobachtungen referiert, meint, daß die eigentümlichen rhythmischen Körperbewegungen der Knorpelfischembryonen, welche lange vor den eigentlichen Atembewegungen vorkommen, einen „spezifischen vitalen Rhythmus“ vorstellen; sie sollen in der Nacht intensiver werden, im Einklang mit den erhöhten Lebensäußerungen der Selachoiden und Batoiden überhaupt. Er selbst hat systematische Versuche über die Entwicklung der Atembewegungen bei *Scyllium catulus* und *S. canicula* angestellt. Schon 2 cm lange Embryonen weisen etwa 60 (40—90) Körperbewegungen „um den Stiel herum“ in 1 Minute auf; dabei beginnt der Schwanz zuerst die Seitwärtsbewegung auszuführen, nachher folgt die Kopfbewegung. Zwischen den Atemperioden sind Phasen vollständiger Ruhe zu verzeichnen, zuweilen nur einige Sekunden, oft aber auch viele Minuten. Gewöhnlich wird der Bewegungsrhythmus in der Nacht frequenter, in den Tagesstunden erscheinen sogar sehr lange Phasen von Unbeweglichkeit. Mit dem Wachstum der Embryonen kann die Frequenz der Bewegungen geringer werden, ihre Amplitude zunehmen, die Perioden der Ruhe sich verlängern (bis auf mehrere Stunden), der Bewegungsmittelpunkt verschiebt sich von hinten immer mehr nach der Mitte des Tieres (nach der Stelle, wo der Embryo mit dem Dotter verbunden ist), dabei sind die Kopfexkursionen energischer. Sie sind stärker, wenn das Tier den Kopf nach unten hält. Die Eikapsel hat sich schon sehr bald geöffnet, so daß das Meerwasser in das Innere eindringen kann.

Erst bei etwa 5 cm langen Embryonen von *S. canicula*, 6 cm langen von *S. catulus* kommen mit der Ausgestaltung des Kopfes etc. eigentliche Atembewegungen (oder, wie Polimanti sagt, ein „respiratorischer Rhythmus“ gegenüber dem ursprünglichen „motorischen“) zum Vorschein. Schon vorher ist eine Verstärkung und Beschleunigung der provisorischen Atembewegungen zu beobachten („es scheint, als wolle der Embryo den Stiel ausreißen und sich vom Dottersack befreien“): in dieser „Periode der motorischen Hyperaktivität“ zeigen sich niemals Perioden vollkommener Ruhe. Die Atembewegungen können von einer allgemeinen Bewegung des ganzen Körpers begleitet sein, die bisweilen nur auf die vordere Hälfte beschränkt bleibt; es scheint, daß die Tätigkeit der Atemzentren auf irgendeine Weise die

vorher beschriebenen Bewegungen hemmt (außerdem werden die letzteren später auch mechanisch behindert, dadurch, daß der vergrößerte Körper die Kapsel ganz ausfüllt). Es handelt sich um eine Synchronie derselben sowie der eigentlichen Atembewegungen; später wird diese Verknüpfung gelöst. Nach den Zahlen, welche POLIMANTI anführt, besteht eine merkwürdige Uebereinstimmung zwischen der Frequenz der ursprünglichen „provisorischen" (s. weiter BABÁK) und der nachherigen definitiven Atembewegungen, als ob dem ganzen Zentralnervensystem die Fähigkeit zu dem betreffenden Rhythmus eigen wäre. Nach „apnoischen" Perioden erfolgen starke Bewegungen (worin der Autor ein „Gesetz der Kompensation" sieht). Nach starker Unruhe werden die Atembewegungen verstärkt. Der Rhythmus der Kiemenatmungen ist am Anfange intermittierend, unregelmäßig.

Außerhalb des Wassers (in der Eikapsel) widersteht der Embryo der Asphyxie bis zu einer halben Stunde, er zeigt keine Atembewegungen; wieder ins Wasser gebracht beginnt er nach einer Viertelstunde wieder zu atmen (intermittierend, etwa 65 in 1 Minute). POLIMANTI stellt die Verhältnisse des Atemrhythmus so dar, daß die Atemtätigkeit durch die Dottersackoberfläche (und vielleicht durch die Haut) allmählich ungenügend wird, um so mehr, als sich der Dottersack verringert (und — fügen wir hinzu — was wohl noch wichtiger ist: als die Körpermasse weit rascher als die Körperoberfläche wächst); das venös gewordene Blut gibt den Antrieb zum ersten Atemzuge, der ermöglicht wird, da sich inzwischen der Kiemenapparat, das Myelencephalon und die betreffenden Nervenbahnen entwickelt haben. Die erwähnte motorische Hyperaktivität unmittelbar vor der Periode der definitiven Atembewegungen weist nach dem Autor darauf hin, daß sich der Embryo unter ungünstigen Verhältnissen befindet.

Zur gleichen Zeit mit POLIMANTIS Untersuchungen konnte BABÁK (12, 13) bei Fischkeimen schon in derjenigen Entwicklungsphase, in der die Kiemen noch nicht als funktionsfähige Organe ausgebildet sind oder wenigstens keine Kiemenatmungsbewegungen ausgeführt werden, eigene Bewegungsmechanismen entdecken, durch welche der Gaswechsel zwischen dem inneren und äußeren Medium begünstigt wird, so daß man mit vollem Rechte von „provisorischen Atemmechanismen" sprechen kann. Bei den Embryonen von *Acara coeruleopunctata* wurden die ersten Beobachtungen über im Dienste des Gaswechsels stehende rhythmische Schwanzschwingungen angestellt (nachher auch bei *Cichlasoma nigrofasciatum* u. a. Cichliden): die Embryonen strecken beim Ausschlüpfen aus der Eihülle zuerst die Schwänzchen hervor, so daß der mit Eiern dicht besetzte Stein eine lebhaft flimmernde Fläche vorstellt; die Schwanzoscillationen dauern unter gewöhnlichen Aquariumverhältnissen ununterbrochen an, nachdem die Tierchen von den Eltern aus den Eihüllen entfernt und in flache Gruben übertragen wurden (s. weiter unten). Zu dieser Zeit ist das Kopfende noch sehr wenig differenziert, die Kiemenbögen sind außen nur angedeutet, der Mund ist verschlossen, keine Spur von Kiemenatembewegungen ist vorhanden. Das Schwänzchen ist verhältnismäßig groß ausgebildet und weist lebhafte Blutzirkulation auf, so daß man in demselben ein provisorisches Atemorgan sehen darf, um so mehr, als es auch rhythmisch bewegt wird, wodurch das Atemwasser immerwährend auf seiner Oberfläche erneuert wird. Bei schwachen Schwingungen des Schwanzes bleibt der Körper am

glatten Boden ruhig liegen, bei stärkeren vollführt der Vorderkörper (wohl passive) Oscillationen, bei noch stärkeren wird das Tier zitternd, gewöhnlich im Kreise verschoben bis sogar kreisend im freien Wasser bewegt. In ganz seichtem Wasser in Nachbarschaft von Fadenalgen kann dieser Rhythmus zeitweise aussetzen, so daß das sonst völlig ungestörte Tier periodisch Gruppen von schwachen, regelmäßig rhythmischen Schwingungen vollführt. Die Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt des Wassers ist leicht nachweisbar: in normal durchlüftetem Wasser traten z. B. in 1 Minute 180—220 Schwingungen auf, bei Sauerstoffreichtum diskontinuierliche Bewegungsweise mit z. B. nur 40 Oscillationen in 1 Minute (und bis 50 Sekunden andauernden Pausen), bei Sauerstoffmangel etwa 300 unaufhörliche Schwingungen, kaum zählbar, wonach im normalen Wasser progressive Abname der Frequenz sich entwickelte. Zugleich war auch die Größe der Exkursionen veränderlich je nach dem Sauerstoffgehalte des Mediums. — Noch 5 Tage nach dem Ausschlüpfen besitzen diese provisorischen Atembewegungen ihre volle Bedeutung, obwohl am 4. Tage die ersten Anzeichen der Kiemenatemtätigkeit zutage treten (s. weiter unten).

Eine andere provisorische Atemeinrichtung wurde von Babák bei den in der Eihülle eingeschlossenen Embryonen von *Haplochilus* (*Chaperi*) nachgewiesen. Beim älteren Embryo besteht da ein auffälliger Schwingungsrhythmus der Brustflossen, die dicht hinter dem Kopfe des zusammengerollten Tieres als mächtige schaufelartige Gebilde eigentümliche schraubenartige Bewegungen vollführen, zuerst gewöhnlich alternierend. Es handelt sich wohl um Durchmischung des Flüssigkeitsinhaltes der Eihülle zur Erleichterung des Hautgaswechsels (insbesondere auch des Gaswechsels auf der großen Dottersackfläche, die sehr gefäßreich ist); sonstige Atembewegungen fehlen noch vollständig; erst etwas später kommt hier und da eine weite Oeffnung des Mundes vor (mit einigen zitternden Oscillationen, bei welchen aber der Mund weit offen steht). Vielleicht besitzen auch die verhältnismäßig großen Flächen der Brustflossen selbst ebenfalls eine ausgiebige Atemtätigkeit. In gewöhnlich durchlüftetem Wasser zählt man z. B. 52—54 Flossenschwingungen in 1 Minute; wird das Ei mit sauerstoffarmem Wasser umgeben, so steigt die Zahl auf 70, 75, 80 usw. bis 90, es erscheint allgemeine Unruhe, wonach die Schwingungszahl immer stark ansteigt, auch zitternde Bewegungen zustande kommen. Später sieht man periodische fächelnde Bewegungen auftreten; in normalem Wasser sind die Perioden seltener und kleiner als in sauersoffarmem.

Bei den Embryonen von *Barbus conchonius* und *Macropodus*, welche die Eihüllen schon am 2. (oder 3.) Tage nach der Befruchtung in ziemlich unentwickeltem Zustande verlassen, finden sich überhaupt keine ähnlichen Atemeinrichtungen, aber vielleicht kommt da der in sauerstoffarmem Wasser bei sonst vollkommener Ruhe der Tierchen auftretenden bedeutenden Vermehrung der Herzpulsationen, durch die die Hautzirkulation vermehrt wird, eine den Gaswechsel fördernde Bedeutung zu (auch bei *Haplochilus*-Embryonen ist dasselbe feststellbar, allerdings gleichzeitig mit Steigerung der Flossenschwingungszahl).

Auch bei den Embryonen von *Trutta* (*iridea*) scheint den ebenfalls bei sonstiger Ruhe des Tieres rhythmisch erfolgenden Brustflossenschwingungen die Bedeutung einer Hilfsatemvorrichtung zuzukommen

(Babák, 14); s. außerdem auch über die Brustflossenschwingungen der ausgewachsenen Fische p. 659. Wir haben nachträglich auch bei Dean Bashford (21a) eine Angabe über die Larven von *Amia calva* gefunden, wonach am 5.—7. Tage die Tierchen sehr unruhig werden, und auch wenn sie sich niederlassen, ununterbrochen mit ihren großen Brustflossen Schwingungen ausführen, die der Autor allerdings nur als Balancierung zu erklären geneigt ist; zu dieser Zeit sollen auch die früher unauffälligen, sogar nur gelegentlich isoliert vorkommenden Mundöffnungen und Mundschließungen als richtige ununterbrochene Kiemenatembewegungen rasch und auffällig werden (s. auch Ryder, 154).

Sonstige Vorrichtungen der Eier und Embryonen im Dienste des Gaswechsels.

Es bestehen noch verschiedenartige andere Einrichtungen, durch welche für eine Förderung des Gaswechsels der Eier oder Embryonen bei den Fischen gesorgt wird (s. auch Babák, 12, 13). Bei den ihre Brut hütenden Cichliden beobachtet man, daß die Eltern über den an geglätteten Gegenständen angeklebten Eiern oder über den in seichte Grübchen zusammengetragenen Larven beständig einen Wasserstrom erhalten, indem besonders das Weibchen, oft aber auch das Männchen (zuweilen beide abwechselnd) darüber schweben und regelmäßige schaufelartige Bewegungen mit den Brustflossen ausführen; oft schwimmen sie ganz nahe über der Brut dahin, nehmen diese auch in den Mund, speien sie wieder aus oder übertragen sie in andere neu vorbereitete Grübchen usw. Ein ähnliches Verhalten der Eltern kommt auch bei den nordamerikanischen Barschen und Sonnenfischen (z. B. *Ambloplites rupestris, Centrarchus macropterus, Mesogonistius chaetodon, Pomoxys sparoïdes*) vor, weiter auch bei (den Siluriden) *Amiurus nebulosus*, und (Hancock bei Günther, 76) bei *Doras*; bei *Tetrodon* (Cohn, 43); bei *Gasterosteus* erhält das Männchen einen beständigen Wasserstrom durch das Nest, gewöhnlich mit den Vorderflossen (vielleicht auch mit dem Maule, s. z. B. Braun, 34).

Polycentrus Schomburgkii ♂ befächelt die angeklebten Eier unablässig lebhaft mit den Brustflossen und bei den nach 2—3 Tagen ausgeschlüpften Jungtieren, welche zuerst noch einige Tage in der Nähe ihrer Geburtsstätten mit kurzen Schleimfäden am Kopf angeheftet hängen, werden dadurch ausgiebige schaukelnde Bewegungen hervorgebracht. Nach Arnold (9) kommt ein ähnliches Verhalten auch bei *Polycentropsis abbreviata* vor (s. weiter unten). [S. auch Bridge (35) über die Schwanzbefächelung der Eier bei *Protopterus*.]

Das gleiche Verhalten hat schon Budgett (40) bei den Jungen von *Hyperopisus* beschrieben, die vier Klebdrüsen an der Oberseite des Kopfes besitzen, deren hervorquellende Schleimfäden im Wasser erhärten und sich zu einem einheitlichen Aufhängeapparate zusammendrehen sollen; nach Abtrennung desselben wird ein neuer sezerniert. Die aufgehängten Larven vollführen aktive schwingende Bewegungen (s. Jürgens, 93). Vielleicht handelt es sich auch bei *Polycentrus*-Larven nicht nur um passive, durch die Befächelung des Vaters hervorgebrachte Schwingungen. Ueber schwingende Bewegungen der *Gymnarchus*-Embryonen s. auch bei Budgett (40).

Pyrrhulina filamentosa, deren Männchen und Weibchen sich bis zu 10 cm hoch aus dem Wasser emporschnellen, auf der Deck- oder Seitenscheibe des Aquariums etwa 10 Sekunden hängen und hierbei gewöhnlich in einem Wassertropfen ungefähr ein Dutzend hirsekorngroßer, gelblicher Eier absetzen, was sich etwa zehnmal wiederholt, weist eine höchst merkwürdige Pflege der Eier auf, indem das den Laich behütende Männchen alle 20—30 Minuten durch den Schlag seiner Schwanzflosse (? es

wird eher an die Brustflossen zu denken sein) die Eier bespritzt (s. KITTLER, 96; STRICKER, 181; MARRÉ, 115; STANSCH, 177).

Der beständige Atemstrom der die Brut im Mundsacke tragenden *Haplochromis*-Weibchen dient zugleich dem Gaswechsel der Embryonen (dasselbe zeigt auch *Tilapia nilotica* u. a.); das gleiche gilt für die in den Kiemen der Muscheln sich entwickelnde Brut von *Rhodeus amarus* (s. insbesondere OLT, 128a). Die Osphromeniden bauen an der Wasseroberfläche zwischen den Planzen Nester aus Luftblasen auf, welche dann gewöhnlich von dem Männchen bewacht werden; die in den zarten Flüssigkeitswänden der Luftbläschen ruhenden Eier befinden sich wohl unter äußerst günstigen Gaswechselbedingungen.

Neuerdings berichtet ARNOLD (9) über ein ähnliches Verfahren bei *Polycentropsis abbreviata*, wo das Männchen die vom Weibchen an der Unterseite eines *Pistia*-Blattes abgesetzten Eier in aus der Atmosphäre geholte Luftbläschen einhüllt. Auch schon das Ablaichen vieler Fische auf grüne Pflanzenteile (insbesondere Algen, oder auf der Wasseroberfläche schwimmende Pflanzen) fördert den Gaswechsel der Brut.

Lebendgebärende Fische.

Ueber die Gaswechselverhältnisse bei den Embryonen der viviparen Fische haben wir bei STUHLMANN (182) interessante Angaben für *Zoarces viviparus* (CUV., Aalmutter) gefunden. Bei 30—39 cm langen Exemplaren werden 200—400 Embryonen in dem trächtigen Ovarium angetroffen, in dichtem Klumpen beisammen; zwischen ihnen befindet sich nur außerordentlich wenig Flüssigkeit, es besteht keine sonstige Verbindung zwischen ihnen und der Mutter. Der Autor hat niemals, auch nicht an ganz frisch getöteten Tieren gesehen, daß die Jungen im Eierstock Bewegungen machen, um dadurch eines nach dem anderen die bluthaltige Schleimhaut des Ovariums zu berühren; doch gibt er zu, daß vielleicht eine äußerst langsame Lageveränderung der Embryonen gegeneinander stattfinden mag, so daß alle, auch die im Innern gelegenen Tiere, sich gleich gut ernähren und atmen; im ganzen sind auch sämtliche Tiere annähernd gleich groß. Da FORCHHAMMER an ganz frisch ausgeschlüpften Tieren Schluckbewegungen beobachtet hatte, ließ sich auf eine Ernährung durch den Mund schließen (denn der Dottersack ist viel zu klein, um für die Entwicklung bis zur Geburt auszureichen; außerdem würde allerdings auch die Körperhaut in Betracht kommen). Die Ovarialflüssigkeit enthält nach einigen Untersuchungen des Autors etwa $^1/_{20}$ des Volumens rote Blutkörperchen; die histologische Untersuchung der Verdauungsröhre der Embryonen läßt den Schluß zu, daß die Flüssigkeit im Mitteldarm resorbiert wird, während die Blutkörperchen zum größten Teil im Enddarm verdaut würden, welcher außerordentlich stark entwickelt ist und durch radiäre sich „verästelnde Lamellen" eine große Fläche erhält (nach der Geburt wird dieser Enddarm bald stark zurückgebildet). Da auf jeden Embryo nur etwa 16—17 mg Ovarialflüssigkeit kommen, ist es nach dem Autor kaum wahrscheinlich, daß die Kiemenatmung (Ref. findet nichts über die Atembewegungen angegeben) das Gaswechselbedürfnis decken könnte, besonders bei den zentral gelagerten Embryonen; daher sieht der Autor in den verschluckten Erythrocyten die Hauptquelle des Sauerstoffs und zwar würde besonders der Enddarm (mit seiner blutreichen Schleimhaut) die Sauerstoffabsorption vollführen. Durch weitere Untersuchungen will er wahrscheinlich machen, daß diese an die „Uterinmilch" der Säuger erinnernde Flüssigkeit entweder ein ödematöses Stauungstranssudat oder ein entzündliches Exsudat ist (die Wandung des Ovariums weist tatsächlich einen entzündungsartigen Zustand auf, und zwar schon vor der Loslösung der Eier, so daß hier das Pathologische zum Physiologischen geworden ist). Die Zotten, welche von der Ovariumwand vorragen, deutet der Autor für entleerte Eifollikel, welche sich nicht zurückgebildet, sondern einen Funktionswechsel erfahren haben, indem sie nunmehr durch Vergrößerung der Oberfläche die Ernährung und Atmung der Embryonen ermöglichen.

Weibchen, die einige Stunden an der Luft gelegen haben, enthalten gelähmte Junge, die nach der Herausnahme wie tot daliegen und erst nach einer Stunde Atembewegungen zeigen; dagegen behaupten die Fischer, daß diese aus der lebenskräftigen Mutter befreit sofort davonschwimmen. Kurz nach der Geburt machten die von Stuhlmann beobachteten Fische 32, dagegen 4 Wochen alte 40—50 Atembewegungen bei 8° C; durch Temperatursteigerung wurde die Zahl bei den ersteren auf 70—78 bei 17° C, auf 80—88 bei 19° C erhöht, dagegen bei den letzteren nur 60 bei 19° C.

Gegenüber dem geschilderten Verhalten von *Zoarces* werden die Embryonen der lebendig gebärenden Haie in den Tuben durch die Dottersackplacenta ernährt; die Eier der Cyprinodonten und Embiotoken entwickeln sich innerhalb der sehr blutreichen Follikel. Dies scheint auch *Zoarces* gegenüber bei dem nahe verwandten *Clinus anguillaris* der Fall zu sein; vielleicht sind auch andere Blenniiden lebendgebärend (z. B. sicher *Cristiceps australis*).

Baglioni (19) sah gelegentlich, daß die ausgewachsenen Embryonen einer trächtigen *Torpedo*, noch in der Uterushöhle eingeschlossen und in der Uterusflüssigkeit herumschwimmend wahre Atembewegungen vollführen. Es scheint ihm, daß diese Tiere keine fötale Apnoë aufweisen. Demgegenüber gibt Polimanti (137), der sich mit dem Beginn der Atmung bei Haiembryonen speziell beschäftig hat, an, daß er niemals Embryonen von *Torpedo* in der Uterushöhle atmen gesehen habe.

Bei den lebendgebärenden Cyprinodonten haben wir oft anscheinend vorzeitig geborene Junge beobachtet; diese hielten sich, dunkel gefärbt, am Boden, da ihre Kraft zu ausgiebigeren Lokomotionen nicht ausreichte (es konnte nachgewiesen werden, daß sie noch keine mit Gas gefüllte Schwimmblase besaßen); Atembewegungen erschienen nur hier und da ganz unregelmäßig; lange Zeitintervalle hindurch wurde vollständige „Apnoë" beobachtet; sie gingen früher oder später ein. Eine eingehendere Untersuchung der Entwicklung des Atemrhythmus bei diesen Jungfischen haben wir bisher nicht vorgenommen.

Spezieller Teil.

1. Elasmobranchier (Selachier).

Den Atemmechanismus der Selachier haben wir schon im allgemeinen Teile (p. 597 usw.) behandelt; wir müssen aber noch über spezielle Verhältnisse bei dieser Fischgruppe berichten, insbesondere über die Tätigkeit der Spritzlöcher und die Innervation der Atemorgane.

Die Spritzlöcher (Spiracula), morphologisch gleich den Kiemenspalten zwischen dem Kieferbogen und Zungenbeinbogen, sind bei einigen Selachiern rudimentär (bei erwachsenen *Holocephali* kommen sie überhaupt nicht vor, Bridge, 35), bei anderen besitzen sie aber eine große Bedeutung. Nach P. Bert (25) dringt das Wasser bei *Scyllium* durch die Spritzlöcher ein, indem sich diese gleichzeitig mit dem Munde öffnen, aber niemals fließt Wasser aus den Spritzlöchern hervor; dasselbe gilt für Rochen, bei denen aber ausschließlich die mächtigen Spritzlöcher das Atemwasser zuführen, auch wenn das Tier frei schwimmt (es fließt durch sie ebenso wie bei *Scyllium* bei der Exspiration kein Wasser heraus, da eine große Klappe sie verschließt gleichzeitig mit der Verengerung der Kiemensäcke, s. schon Duméril, 57).

Couvreur (44) hat durch direkte Beobachtung sowie mittels suspendierter Partikel bei *Torpedo marmorata* nachgewiesen, daß die

Mundöffnung bei normaler Atmung verschlossen ist, während die Spritz- und Kiemenlöcher alternierend sich öffnen und schließen (etwa 40mal in 1 Minute); der Hyoidapparat verfolgt diese Bewegungen und soll die Erweiterung oder Verengerung der Kiemensäcke vollführen („die Exspiration scheint aktiv zu sein“). Bei der Erweiterung der Kiemensäcke kann das Wasser nicht nur durch die Spritzlöcher, sondern auch durch die erweiterten Kiemenlöcher eindringen, während bei ihrer Verengerung das Wasser nur durch die verengten Kiemenlöcher herausspritzt (oft soll dabei der ganze Körper bewegt werden). „Quand l'animal remue“, kann das Atemwasser auch durch die rhythmisch sich bewegende Mundöffnung eindringen, aber nach außen wird es nur durch die Kiemenlöcher ausgepreßt. Der Autor hebt die Zusammendrückung des Atemwassers bei der Exspiration durch die Verengerung der Kiemenlöcher als einen für den Gaswechsel wichtigen Umstand hervor.

Schönlein und Willem (165) geben an, daß bei *Torpedo* und *Scyllium* das Atemwasser durch die Spritzlöcher mittels aktiver Erweiterung des Mundraumes und Kiemenkorbes aufgenommen und nach Verschluß der Spritzlöcher durch kräftige Kontraktion des Kiemenkorbes aus den Kiemenspalten herausgepreßt wird. Bethe (27) bemerkt, daß „manche“ Selachier bei der Inspiration auch das Maul öffnen, doch scheint ihm dabei keine Kommunikation mit dem hinteren Rachenraum hergestellt zu werden. — van Rynberk (159) beschreibt die Atmung eines im Aquarium ruhenden *Scyllium* folgendermaßen: die Mundöffnung und die beiden Spritzlöcher öffnen und schließen sich synchron, während die Kiemenlöcher sich zu schließen beginnen, wenn die vorderen Oeffnungen des Atemstromes sich öffnen. Mit gefärbtem Wasser ließ sich sicherstellen, daß bei jeder Oeffnung des Mundes Wasser in die Mundhöhle eindringt, bei der Schließung wird „una lieve ondata di ritorno“ wahrgenommen, es soll sich aber um keine echte Regurgitation des Atemwassers handeln, da durch die Spritzlöcher eingeführte gefärbte Flüssigkeit niemals aus der Mundöffnung hervortritt; das gleiche gilt für die Spritzlöcher. Aus den Kiemenlöchern fließt umgekehrt bei jeder Oeffnung eine Wassermenge hervor, während bei der Schließung eine schwache Bewegung des Wassers gegen die Kiemenspalten stattfindet, ohne daß in Wirklichkeit etwas davon in die Kiemenhöhlen eindringen würde. Entgegen den vorher zitierten Autoren hebt van Rynberk hervor, daß das gefärbte durch die Mundöffnung aufgenommene Wasser durch die Kiemenspalten ausfließt.

In betreff der Atemmuskulatur müssen wir auf die schon im allg. Teile angeführten Quellen verweisen. Bei Remak (146) haben wir Cuviers Bericht über den muskulösen Sack, welcher bei den Rochen und Haien alle Kiemen umgibt, mit Nachdruck hervorgehoben gefunden. Das äußere Schließmuskelsystem der Kiemenhöhlen bei den Haifischen ist überaus einfach: ein großer Hautmuskel, welcher zwischen Unterkiefer und Brustflossen einerseits und zwischen Mittelleiste des Rückens und Mittellinie der Bauchseite andererseits die Kiemenhöhlen bedeckt und auf diesem Verlaufe sowohl durch Knorpelstreifen unterbrochen, als auch an den Ausgängen der Spritzröhren mehrfach gespalten ist.

Baglioni (19, 21) unterscheidet bei den Selachiern drei Atemtypen:

I. Bei den Scylliidae (*Scyllium canicula, S. catulus*) und Mustelidae (*Mustelus laevis*) wird durch die Mund- (und Spritzlöcher-)Oeffnung in die seitlich und dorsoventral erweiterte Mund- und Kiemenhöhle Wasser aufgenommen, während die äußeren Kiemenöffnungen durch Hautklappen passiv geschlossen sind; nachher wird es bei aktiver Verschließung der Mund- (und Spritzlöcher-)Oeffnung durch die passiv geöffneten äußeren Kiemenspalten nach außen entleert. Der Mundöffnung kommt, besonders bei den Scylliidae, weit größere Bedeutung zu, als den weitgehend rückgebildeten Spritzlöchern; wenn man ein *Scyllium* aus dem Wasser hebt und dann nur sein Maul ins Wasser taucht, während die Spritzlöcher in der Luft bleiben, so atmet das Tier ungestört weiter, indem ein voller Wasserstrom rhythmisch vom Maul durch die äußeren in der Luft gehaltenen Kiemenöffnungen fließt. Bei *Mustelus* ist jedoch die Menge des Atemwassers in dieser Lage auffallend geringer als normalerweise. — Die Mundhöhlenwand bewegt sich um eine merkliche Zeit früher als die Kiemenhöhlenwand, es besteht zwischen beiden aber eine genaue Koordination. Die Exspirationsphase verläuft rasch und steil, die Inspirationsphase besteht aus einem raschen und darauf folgenden langsamen Abschnitt.

II. Bei den Torpedinidae, Rajidae, Trygonidae, Myliobatidae tritt das Wasser vor allem, wenn nicht ausschließlich, durch die mächtig entwickelten Spritzlöcher ein, wogegen die Mundöffnung erst bei dyspnoischer Atmung sich bewegt; sonst bestehen ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der vorigen Abteilung der Selachier. Der Atemwasserstrom ist bei den gewöhnlich bis auf die Augen und Spritzlöcher im Sande vergrabenen Tieren von oben-vorn nach hinten-unten gerichtet.

III. Bei den Squatiniden führt die Mundhöhle (Kiefer, Spritzlöcher) in der Regel keine Atembewegungen aus: es wird nur die Kiemenhöhle vorwiegend im longitudinalen Durchmesser erweitert, wobei die Mund- und Spritzlöcheröffnungen weit offen, die äußeren Kiemenhöhlenöffnungen durch freie Ränder der starken Hautfalten bedeckt sind; bei der Exspiration (durch Zurückziehung dieser Hautfalten) tritt das Atemwasser durch die Kiemen- und Mundhöhlenöffnungen heraus. Die Exspirationsphase ist kürzer. — Durch gewisse Reize kann man allerdings auch aktive starke Maul- und Spritzlöcherbewegungen hervorrufen.

Von ventilartigen Vorrichtungen wird ein kleiner, halbmondförmiger Deckel am Spritzloche angeführt, der aktiv diese Atemöffnung bei der Exspirationsphase zuschließt und also nicht ohne weiteres mit den passiv bewegten membranösen Mandibular- und Maxillarklappen zu vergleichen ist. Am Ausgange jeder äußeren Kiemenöffnung sind Hautfalten angebracht, die mit ihren freien Rändern nach dem Schwanz zu gerichtet, als wirklich passiv bewegte Klappen aufzufassen sind, die den von vorn nach hinten gerichteten Wasserstrom bedingen und bei Erweiterung der Kiemenhöhlen den Zutritt des Wassers durch diese Oeffnungen verhindern.

Nach Darbishire (47) ziehen *Scyllium* und *Raia* das Atemwasser rhythmisch ein, während *Rhina* durch undulierende Bewegung der häutigen Säume der Kiemenbogen bei beständig offenen Mund- und Spritzlöchern eine kontinuierliche Wasserbewegung erhalten soll. *Scyllium* soll das Atemwasser

durch den Mund und die Spritzlöcher in zwei getrennt bleibenden Strömen aufnehmen, deren einer (vom Mund) durch die hinteren, der andere (von den Spritzlöchern) durch die vorderen Kiemenlöcher wieder austritt. Das Spritzloch wird bei der Exspiration durch eine Klappe verschlossen, die gleich der Pseudobranchie sein soll. *Raia* atmet in der Ruhe nur durch die Spritzlöcher ein. — Weiter gibt RAND (141) an, daß bei *Raia erinacea* am Ober- (und Unter-)Kiefer einwärts der Zähne eine Klappe sitzt, welche den Eintritt des Wasserstroms durch den Mund regelt; es soll nur die Oberkieferfalte funktionell in Betracht kommen. —

BAGLIONI findet eine Beziehung zwischen der Lebensweise der Selachier und ihrem Atemtypus: seine Gruppe III enthält benthonische Formen, bei denen das Atemwasser vorwiegend durch die am Kopfrücken angebrachten, aus dem Sande herausragenden Spritzlöcher eintritt; die Gruppe I besteht sowohl aus nektonischen als auch benthonischen Formen. —

Ueber die Reflexe von den Atemwegen, insbesondere auch den Spritzlöchern, welche VAN RYNBERK studiert hat, wurde schon oben berichtet; s. auch VAN RYNBERK (158) und den allg. Teil, p. 615 usw. BAGLIONI findet für die Ausspeireflexe der Knorpelfische eine Abweichung gegenüber den Knochenfischen, sofern die ersteren Spritzlöcher besitzen; man sieht, wenn man einen Faden oder ein Sandkorn durch ein Spritzloch einer *Raia* oder *Torpedo* usw. in das Innere der Atemhöhle hineingelangen läßt, daß ein heftiger Bewegungskomplex mit denselben drei Phasen wie bei den Knochenfischen (s. p. 618) ausgelöst wird: 1) Atemhemmung, 2) eine forcierte Erweiterung der Atemhöhlen, 3) eine rasche und plötzliche Zusammenziehung der sämtlichen Wände, bei gleichzeitiger starker Erweiterung der Spritzlöcherdeckel, wodurch ein kräftiger Wasserstrom durch die Spiracula nach außen entsteht (die äußeren Kiemenhöhlenausgänge sind ebenso wie die ganze seitliche Wand am Körper stark zusammengepreßt; s. auch RAND, 141). Bei den Scylliidae und Mustelidae wird der Wasserstrom mit dem Fremdkörper durch die Maulöffnung entleert; es scheint weiter, daß sich die letztere, nachdem sie sich bei der Zusammenpressung der Atemhöhlenwände weit geöffnet hat, im folgenden Zeitabschnitt dicht zuschließt. — Bei *Squatina* wird der Ausspeireflex bei starker oder andauernder Reizung nicht nur durch die Spritzlöcher, sondern auch durch die Mundöffnung vollführt, was bei den Rochen nur selten zu erzielen ist. — Der Name „Spritzlöcher" rührt vielleicht davon her, daß diese Tiere, in die Luft gebracht und durch die Aufnahme der letzteren in die Mundhöhle gereizt, vermittels des Ausspeireflexes Wasser durch diese Oeffnungen (zugleich mit Luft) ausspritzen, indem sie eben die Richtung des Atemstromes umkehren.

Die Zahl der Atembewegungen schwankt mit der Größe und Temperatur sehr; bei Squatiniden ist sie weit höher (bei *Squatina* z. B. im Sommer 122—134, Winter 60) als bei gleich großen Scylliiden (*Scyllium catulus* im Sommer 52, Winter 28, BAGLIONI). —

Ueber die Innervation der Kiemenbögen berichtet BETHE (27), daß die hinteren motorisch und sensibel allein vom Vagus innerviert werden, und daß der erste Kiemenbogen und das Spritzloch vom Vagus ganz unabhängig sind und ihre motorische Innervation vom Facialis erhalten (möglicherweise wird auch der 2. und 3. Kiemen-

bogen allein vom Vagus versorgt, obwohl sie auch zugleich vom Facialis Fasern erhalten können). Nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung können die Fische tagelang leben, indem die Atmung mit dem vordersten Kiemenbogenpaar zur Erhaltung des Lebens genügt (die Korrelation zwischen Atem- und Herzbewegungen wird aufgehoben). Die hinteren Kiemenbögen führen nur passive Bewegungen aus. Es ist bemerkenswert, daß durch Süßwasser oder karbolhaltiges Wasser bei diesen Tieren nicht mehr ein unmittelbarer Atemstillstand herbeigeführt wird, sondern erst nach 20 Sekunden und später. Auf Abschneiden der Wasserzufuhr dagegen sah der Autor eine prompte Reaktion wie bei den normalen Tieren erfolgen. Eine gesonderte Unterbrechung der rezeptorischen Bahnen des Vagus und der die vorderen Kiemenbögen und das Spritzloch versorgenden rezeptorischen Nerven scheint unmöglich zu sein.

Die Pseudobranchien (s. p. 597) sind nach BRIDGE (35) sehr gut, bei den Notidanidae, Trygonidae und Torpedonidae sehr unbedeutend oder überhaupt nicht bei den Lamnidae entwickelt. Sie könnten wahrscheinlich „aid in the additional aeration of the blood, which is distributed to the eye and brain".

Manche Embryonen besitzen sehr auffällige äußere Kiemen (denen wohl auch oft eine Nährtätigkeit zukommt, Holocephali); nach dem Ausschlüpfen werden diese Organe reduziert.

2. Teleostomi.

a) Crossopterygii.

Unter den Polypteriden (Nil, trop. Afrika bis zum Atlant. Ozean) zeichnet sich *Polypterus* durch die Fähigkeit aus, 3—4 Stunden außerhalb des Wassers in feuchtem Gras usw. zu leben (BRIDGE, 35). *P. senegalus* kommt nach BUDDGETT (38, 39) an die Oberfläche, schluckt Luft und läßt in die Tiefe tauchend die Luftblasen unter den Kiemendeckeln austreten; die Schwimmblase dient als akzessorisches Atemorgan. Der Autor berichtet weiter über wiederholte rasche Oeffnung und Schließung der Spritzlöcher beim Fressen; diese Bewegungen sollen aber unabhängig von den Freßbewegungen sein. (Diese respiratorische Tätigkeit der mit derben, glatten, gefäßarmen Wänden ausgestatteten, sonst aber mit *Protopterus* und *Lepidosiren* übereinstimmend gelagerten Luftsäcke von *Polypterus* wird von SPENGEL, 175 geleugnet.) — Bei den jungen *Polypterus* kommen ein Paar federartiger äußerer ektodermaler Kiemen oberhalb der äußeren Kiemenöffnung zum Vorschein (bei *P. senegalus* bis halbwegs zum Schwanz). — S. auch HARRINGTON (80). — *Calamichthys calabaricus* steigt nach JÜRGENS (94) von Zeit zu Zeit an die Oberfläche, um Luft zu schnappen.

b) Chondrostei.

Bei *Acipenser* (Stör) hat HOME (83a) angegeben, daß seine Atmungsweise verändert wird, wenn er „sich an eine (feste?) Substanz drängt: der Mund wird vorgestreckt, die Kiemendeckel werden so nach oben gezogen, daß zwischen ihnen und den Kiemen ein weiter Gang entsteht, durch welchen das Wasser in den Mund und durch die Kiemen zurücktritt". Sonst habe ich keine Beobachtungen gefunden. Ueber KULJABKOS (106) Versuche an isolierten Köpfen s. p. 636. S. auch STEINER (179). — Ueber die Spritzlöcher von *Acipenser* und *Polyodon* s. BRIDGE (35).

c) Holostei.

Amia calva ist der einzige bemerkenswerte Repräsentant der Amiidae (Mittel- und südl. Nord-Amerika). Der Fisch sucht oft die Oberfläche auf, besonders in schlechtem Wasser, und füllt sich da die Mundhöhle voll mit Luft, welche wohl auch in die geräumige zellige Schwimmblase aufgenommen wird (s. MARK, 114, auch bei WINTERSTEIN in diesem Teile des Handb., p. 157).

WILDER (199) berichtet, daß ein zahmes, an die Berührung der Haut gewöhntes Exemplar von *Amia* längere Zeit gewaltsam unter Wasser gehalten Luftblasen abgibt, sich immer ungestümer hin und her bewegt und zu entwischen sucht, mit dem Schwanz schlägt usw; freigelassen steigt der Fisch pfeilschnell an die Wasseroberfläche, um große Mengen Luft durch das weit geöffnete Maul zu verschlucken und sinkt dann ruhig auf den Grund. In schlechtem Wasser wird die Luftventilation öfters vollführt. Der Fisch soll außerhalb des Wassers länger aushalten als *Acipenser* oder *Polyodon*. Nach DEAN BASHFORD (21 a, b) kann *Amia* in einem Bottich ohne Wasserwechsel den ganzen Sommer ausdauern und kann ohne Gefahr auf weite Entfernungen transportiert werden; der Fisch sucht überhaupt schlammiges Wasser auf, wo er sich oft springend über dessen Oberfläche erhebt (s. WIEDERSHEIM, 198).

Die Lepidosteidae (Nord-Amerika) atmen ebenfalls Luft vermittelst ihrer lungenartig gebauten Schwimmblase (s. schon WINTERSTEIN in dies. Teil des Handb., p. 157); sie geben oft Luftblasen entweder durch die Mund- oder durch die Kiemenspaltöffnungen ab. Nach MARK (114) wird dabei der Körper leicht zur Seite gewälzt, angeblich zu dem Zweck, um dem am Dache der Pharynxhöhle befindlichen Schlitze eine möglichst günstige Lage für den Luftaustritt zu geben. Nach WILDER (199) wird auch zuweilen der Körper plötzlich seitwärts gerollt und die Luft wird oft in regelmäßigen Zeitabschnitten (30—45 Sekunden) abgegeben (die Kiemenatembewegungen erfolgen etwa 95mal in 1 Minute); in schlechtem Wasser wird oft ventiliert. Beim Hervorstrecken der langen Schnauze aus dem Wasser läßt sich nicht entscheiden, ob eine Ausatmung oder Einatmung stattfindet. Beim Aufsteigen aus dem Wasser werden „knurrende“ oder „grunzende“ Töne wahrgenommen (TERRY bei WIEDERSHEIM, 198, wo eingehend über die kehlkopfartigen Bildungen bei den Fischen vom morphologischen Standpunkte aus berichtet wird).

3. Dipneusti (Dipnoi).

Indem wir auf WINTERSTEINS Abhandlung (in diesem Bande p. 154 ff.) verweisen, was die Schwimmblasen- oder Lungenstruktur betrifft, führen wir bezüglich des Verhältnisses zwischen der Kiemen- und Lungenatmung an, daß die Kiemenorgane bei *Neoceratodus* am besten unter den Dipneusten entwickelt sind (die Kiemenlamellen haben sich sogar auf die dorsalen und ventralen Wände der Kiemenspalten verbreitet), während bei *Protopterus* und noch mehr *Lepidosiren* die Kiemen weitgehend reduziert sind (bei dem ersten z. B. nur am 4. und 5. Kiemenbogen; s. BRIDGE, 35; dieser Autor bemerkt, daß ihm aus der Literatur nichts über die Atemströme bekannt ist). Bei WINTERSTEIN s. auch über die äußeren Kiemen bei *Protopterus* und *Lepidosiren* (bei *Neoceratodus* kommen sie nicht vor); ebenso über die kiemenartigen Anhänge an den Hinterflossen des Männchens von *Lepidosiren*. — Die lungenartige Beschaffenheit der Schwimmblase ist weniger bei

Neoceratodus, weit stärker bei *Protopterus* und *Lepidosiren* ausgeprägt (es kommt hier sogar auch zur Ausbildung einer „Glottis" mit spezieller Muskulatur usw.)

Ueber die Atemmechanik von *Ceratodus* haben schon GÜNTHER (77), RAMSAY (140), SPENCER (173, 174) einige Angaben gemacht, besonders aber SEMON (170—172), O'CONNOR (128) und DEAN BASHFORD (21c).

Ceratodus ist, wie aus sämtlichen Berichten übereinstimmend folgt, ein typisches Wassertier, völlig den übrigen Fischen gleich; er geht niemals ans Land (im Trockenen gehalten stirbt der Fisch in 8—10 Stunden nach SPENCER, in 1—2 Stunden nach SEMON, länger hält er nach O'CONNOR in nassen Pflanzen aus), hält keinen „Sommerschlaf" (baut keinen Schlammkokon); sein Luftatmungsvermögen ermöglicht ihm aber die in trockenen Zeiten für die Kiemenatmung oft höchst ungünstigen Verhältnisse der einheimischen Gewässer zu überstehen (er wird da z. B. in mit Fischleichen verpestetem Wasser völlig frisch und lebenskräftig gefunden). GÜNTHER hat vermutet, daß *Ceratodus* in hinreichend reinem Wasser nur mittels der Kiemen, in schlechtem Wasser nur mittels der Lungen atmet, in mittelmäßig gutem Wasser aber beide Respirationsorgane benutzt. Aber SPENCER hat schon mit Recht bemerkt, daß *Ceratodus* seine Lunge nicht zeitweilig als einziges, sondern fortdauernd als akzessorisches oder koordiniertes Atmungsorgan benutzt. SEMON erzählt, daß man an den Gewässern, die den Fisch beherbergen, stets bei Tag wie bei Nacht, auch dann, wenn das Wasser rein und klar ist, ein eigentümliches, dumpfes, grunzendes Geräusch vernehmen kann: es ist unser Fisch, der vom Grunde an die Oberfläche steigt, um seine Lunge zu entleeren und mit frischer Luft zu füllen. Bei gefangenen Exemplaren konnte SEMON beobachten, daß die Schnauzenspitze dabei aus dem Wasser erhoben wurde. Ob der Mund fast geschlossen blieb, die Respiration also allein durch die vor dem Mundrande gelegenen äußeren Nasenlöcher erfolgte, ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen, ebensowenig, ob das Geräusch ein inspiratorisches oder exspiratorisches war. Während des Respirationsaktes schien zuweilen auch Luft in Gestalt einiger großer Blasen durch die Kiemenöffnungen ausgetrieben zu werden. Bei gefangenen Tieren, die in kleinen Behältern gehalten werden, erfolgt die Atmung in Zwischenräumen von 30—40 Minuten. Später hat SEMON (172) gefangene Tiere bei 19—22° C nur etwa in 1-stündigen Intervallen ventilieren sehen, sonst lag das Tier fast ohne Regung am Grunde oder bewegte sich ganz langsam; zuweilen schwebte das Tier regungslos nahe der Wasseroberfläche, um aufgestört sogleich herabzusinken (ähnlich wie die Urodelen). Nach den Berichten der Schwarzen soll das Atemgeräusch in der Sommerhitze bei niedrigem Wasserstande der natürlichen Aufenthaltsorte häufiger zu hören sein, als bei hohem Wasserstande und in der kühleren Zeit. SEMON hat ein Tier in einem Gefäße mit weniger Wasser als dem dreifachen Körpervolumen des Tieres entsprach gehalten und das Wasser während einer Woche nicht gewechselt, so daß es eine abscheuliche Beschaffenheit angenommen hatte; aber das Tier blieb lebenskräftig und kein merkliches Steigen der Atemfrequenz konnte konstatiert werden. In der heißen Zeit stirbt das Tier an der Luft schon in 1—2 Stunden (s. auch gleich oben); auch ein mehrstündiger Transport in feuchten Tüchern wird

schlecht vertragen. Bei ins Trockene gelegten Exemplaren hat SEMON niemals die geschilderten Respirationserscheinungen beobachtet. Die Lungenatmung des *Ceratodus* ist also nur als Anpassung an ein Leben in zeitweilig zur Atmung untauglichem Wasser entstanden; *Protopterus* hat als Luftatmer eine höhere Stufe erreicht (s. weiter unten).

Sonst ist noch hervorzuheben, daß außerhalb des Wassers *Ceratodus* die Kiemenspalten nicht aufmacht, sowie daß er während der Nacht öfters die Lungen ventiliert (RAMSAY, 140).

DEAN BASHFORD (21c) findet das ganze Benehmen eines gefangenen *Ceratodus* dem Verhalten des Urodelen *Necturus* überraschend ähnlich (Fig. 110); er ist ein Nachttier; er liegt gewöhnlich auf die Brustflossen gestützt und hebt den Kopf vom Boden empor, ähnlich wie *Necturus* und andere Urodelen. Im Wasser sah der Autor

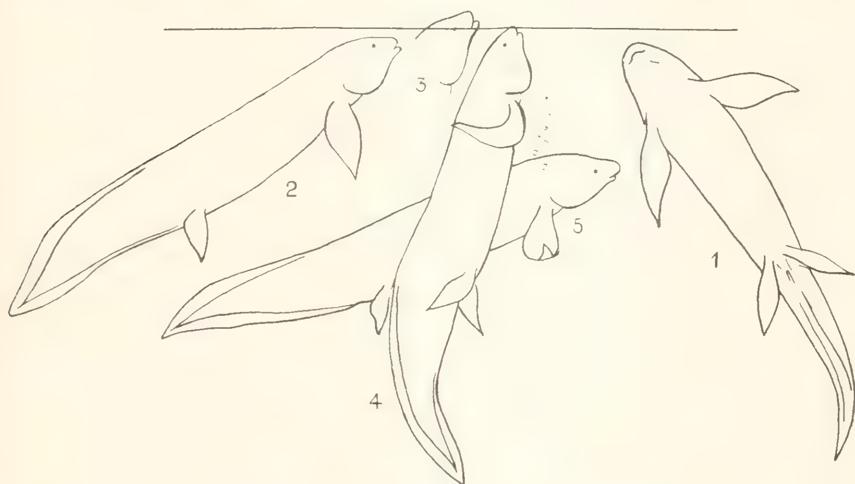


Fig. 110. **Luftaufnahme bei *Ceratodus forsteri* (nach DEAN BASHFORD, 21c).** *1* und *2* der Fisch nähert sich der Oberfläche, wobei die paarigen Flossen sich leicht bewegen; *3* rasche Ausstreckung des Kopfes über die Oberfläche, der Mund breit geöffnet; *4* der Fisch sinkt hinab, schließt den Mund und drückt die Kiemendeckel zusammen, wobei etwas Luft den Kiemendeckelspalten (oder auch der Mundspalte) entströmt: *5*.

ganz regelmäßige langsame Kiemenatembewegungen, durch welche die Kiemenhöhle etwa 20mal in 1 Minute gefüllt und entleert wird, wobei die Mundöffnung sich nur unbedeutend öffnet: er ist ein „nostril-breather"; die Nasenlöcher werden weit dilatiert und gelegentlich wurde „a twitching observed, which was by no means fish-like". Gereizt weist *Ceratodus* etwa 30 Atembewegungen in 1 Minute auf. Die Lungenventilation erfolgt etwa in 40 bis 60 Minuten einmal, aber beim gereizten Tiere sogar in 8 Minuten. Bevor der Fisch die Wasseroberfläche aufsucht, bemerkt man an ihm verschiedene Zeichen gleichsam von Unbehagen: er schnappt wiederholt, bewegt sich rückwärts, biegt den Kopf um, zuckt mit den Flossen, um sich nachher langsam zur Oberfläche zu begeben, wo er exspiriert und fast krampfartig den Mund mit Luft füllt; während des Herabsinkens kommen immer einige Luftblasen zu beiden Seiten des Kopfes hervor (zuweilen wird dies auch schon beim ruhenden Tiere wahrgenommen,

auch durch Reize wird die Luft hervorgedrängt). In der Nacht ist der Fisch lebendiger und ventiliert etwa alle 14 Minuten.

Ueber *Protopterus* hat schon Jardine (Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1841) berichtet, daß er bis zu 9 Monaten unter dem trockenen Schlamme 18 Zoll tief zu ruhen pflegt; Gray (Proceed. of the Zool. Soc. London, Vol. 23 nach Wiedersheim, 197) hat die harten Schlammhüllen mit Wasser erweicht und die ausgeschlüpften Fische ernährt; an der Stelle, wo die Nasenregion zu liegen kommt, hat er ein Loch von der Größe eines Stecknadelkopfes beschrieben. Nachher haben Krauss (101), Wiedersheim (197), W. N. Parker (131—133) den schlafenden sowie den wachen Fisch untersucht. Derselbe dringt zu Beginn der Trockenperiode in den Schlamm ein, knäuelt sich zusammen und bildet um sich herum eine Hülle aus dem erhärteten Schleimsekret seiner Hautdrüsen; nach Wiedersheim ist diese Hülle dort, wo sich der Luftgang ansetzt, abgeschrägt mit einer schief stehenden Platte, die das Luftrohr gegen das Kapselinnere etwa so abgrenzt, wie das schief stehende Trommelfell des Menschen den äußeren Gehörgang von der Paukenhöhle; die Schnauze des Tieres ist in den Luftgang hineingepreßt, welcher durch die Schlußmembran mit dem Boden der übrigen Kapselhaut gebildet wird — an dieser Stelle soll der Gaswechsel stattfinden, aber der Autor sieht kein von Krauss beschriebenes Loch; er ist geneigt dem den Kopf schleierartig einhüllenden Ruderschwanz eine Atemfunktion beizulegen (s. Winterstein, dies. Band, p. 155: der letztere wird eng an den erwähnten Kapseldeckel angelegt). Parker berichtet, daß der etwa 15—20 cm lange Luftkanal bis zu der Kapsel hinabsteigt, welche da abgesetzt ist: die Schnauze des schlummernden Tieres entspricht einer konvexen vorspringenden Kapselstelle; die innere Fläche der trommelfellartigen Membran ist an der Stelle der oben erwähnten kleinen Oeffnung in eine trichterartige Röhre ausgezogen, deren freies Ende zwischen die Lippen des Tieres zu liegen kommt: vermittelst dieser Art von „Pfeife“ wird bequem ventiliert. Die Lungen des aus der Kapsel befreiten Tieres zeigen sich stets lufthaltig. Das Zustandekommen der trichterartigen Röhre ist so zu denken, daß der zum Sommerschlaf sich anschickende Fisch saugende Bewegungen mit den Lippen ausführt und so das noch weiche Hautsekret an der betreffenden Stelle einzieht. Erwähnenswert ist der sonderbare quäkende Ton nach Herausnahme des Tieres aus dem Wasser.

Nach Weltner (193) sieht man bei *Protopterus* fast niemals ein Wasserschnappen mit dem Munde, wogegen eine leichte periodische Bewegung des rudimentären Kiemendeckels von dem Durchtritte des Wassers Kunde gibt. Alle paar Minuten, in gutem Wasser seltener, in schlechtem häufiger, steigt das Tier mit der Schnauze an die Oberfläche des Wassers und nimmt mit weit geöffnetem Munde einen „Schluck“ Luft auf, wobei man beinahe das Einströmen der Luft zu hören meint; nach dem Untertauchen entweicht dann und wann die Luft in großen Blasen durch die Kiemenöffnung, niemals durch den Mund. Es wird angegeben, daß *Protopterus* niemals an das Land geht. — Bei Berührung des im Schlammklumpen ruhenden Tieres wird ein schnalzender Laut ausgestoßen, wobei das Tier das mit Schleim etwas verklebte Maul öffnet und nach Luft zu schnappen scheint. Der Autor beschreibt den Bau des Kokons und hebt hervor, daß er das pfeifenartige Mundstück (Parker) nur

in einem Falle von 20 gesehen hat; ebensowenig hat er irgendwelche auffällige Rötung des Schwanzes, der WIEDERSHEIM eine größere Bedeutung für die Atmung beigelegt hatte, auffinden können (allerdings soll die Haut überhaupt blutreich sein). Die Kiemenhöhle war enorm mit Schleimmassen erfüllt. Der Autor hat das Ruhestadium auch künstlich hervorgerufen. — Die Erweckung des *Protopterus* hat UMLAUFF (187) eingehend beschrieben.

Bemerkenswert sind die vier Paare federartige Hautkiemen der Jungen, welche, zusammen mit den zwei Paar Extremitäten, ein wahrhaft urodelenartiges Aussehen bedingen: der Beginn der Luftatmung soll mit der Reduktion der Hautkiemen zusammenfallen (etwa 7 Wochen nach dem Auslaichen, 4 Wochen nach dem Ausschlüpfen der Larven, BRIDGE, 35). — Ueber den Bau des Kehlkopfes bei *Protopterus* (es soll hier bereits der Kehlkopf der Amphibien usw. in seinen Grundzügen vorgebildet sein) s. WIEDERSHEIM (189).

Lepidosiren steigt in sehr unregelmäßigen Intervallen, deren Länge unzweideutig im Verhältnis zur Beschaffenheit des Mediums steht, zur Wasseroberfläche empor. Nach GÖLDI (72) ventiliert der Fisch in größeren Wasserbecken gehalten sogar nur einmal während weniger Sekunden innerhalb mehrerer Stunden, in kleinen Aquarien aber kann man den Kopf etwa alle Viertelstunden an die Oberfläche kommen sehen; KERR (95) hat die Ventilation sogar in Intervallen von einigen Minuten beobachtet. Nach GÖLDI streckt der Fisch den halben Kopf heraus und öffnet das Maul; auch BRIDGE (35) gibt an, daß sowohl die Exspiration als auch die Inspiration durch den Mund vollführt wird, berichtet aber des weiteren, daß nach Hervorstrecken der Schnauze zuerst nur exspiriert, dann der Kopf wieder ins Wasser zurückgezogen, nach kurzer Zeit aber von neuem behufs Inspiration hervorgestreckt wird. Ich habe gelegentlich (1912) die lebenden Fische bei Herrn FRIČ nach seiner Rückkehr von einer Forschungsreise in Südamerika beobachtet; unter ungünstigen Verhältnissen ventilierten sie etwa in 10—20 Minuten und auch in längeren Intervallen, aber ich konnte gewöhnlich nur ein einmaliges Hervorstrecken des Kopfes wahrnehmen, wobei also wohl die Exspiration zugleich mit der Inspiration vollführt wurde (einigemale sah ich das Tier nach der Ventilation nur auf eine kleinere Entfernung von der Oberfläche untertauchen, um nach einiger Zeit wiederholt zu ventilieren — es schien mir aber, daß es sich in diesem Falle um eine unvollständige Ventilation gehandelt hat, welche deshalb bald wiederholt wurde; vielleicht haben solche Fälle zu der oben erwähnten Ansicht über eine zeitliche Sonderung der Ex- und Inspiration geführt). Der ganze Vorgang erfolgt sehr träge, auch in 25° C Wasser: der Fisch dringt ganz allmählich aus dem Schlamm hervor und schiebt sich als ein stumpf zugespitzter Zylinder in vertikaler Stellung ganz allmählich bis zur Wasseroberfläche; die Rückkehr erfolgt auch sehr träge; wie die Ventilation in tiefem Wasser aussieht, wenn der Hinterkörper nicht im Schlamme versteckt ist, kann ich nicht angeben, wie es mir denn überhaupt nicht gelungen ist, die Tiere für genaue wissenschaftliche Beobachtungen zu gewinnen. — GÖLDI und auch BRIDGE geben an, daß beim Herabsteigen des Tieres einige Luftblasen an jeder Seite des Vorderkörpers (den Kiemenöffnungen) entströmen; dies kommt wohl, wie ich gesehen habe, nur nach starker Luftaufnahme vor.

Die ebenfalls mit vier Kiemenpaaren ausgestatteten Larven sollen sehr bald Luftatmung aufweisen.

Bei Gaupp habe ich eine Bemerkung über einen unbekannten Autor gefunden, der in den Annales de la Soc. Linn. de Lyon über den Atemmechanismus der Dipneusten geschrieben haben soll. Es handelt sich um Dubois (54). Derselbe bemerkt vor allem, daß die äußeren Kiemenöffnungen („ouïes“) hinter den Kiemendeckelfalten bei dem im trockenen Schlamme schlafenden Tiere „par un bouchon mucoépithélial“ verstopft sind; beim Erwachen „le bouchon des ouïes s'imbibe et ne tarde pas à être expulsé“, wodurch das Wasser wieder zu den Kiemen gelangt und die Wasseratmung beginnt. Der Autor hat diese Erweckung, welche reflektorisch durch Benetzung mit Wasser bewirkt wird, untersucht: in dem Augenblicke, wo das Wasser in die Kiemenhöhle eindringt, erscheinen rasche reflektorische Kontraktionen, die Luft wird aus dem Lungensacke völlig ausgepreßt; es handelt sich um eine Kontraktionswirkung der glatten Muskulatur. Im Schlafzustande („la période aérienne“) verläuft die Inspiration folgendermaßen: der Mund öffnet sich, die „Zunge“ wird nach hinten und unten bewegt und der Mundhöhlenboden sinkt von vorne nach hinten herab, nachher entfernen sich „les lèvres de l'orifice pharyngien“ voneinander, „l'épiglotte cartilagineuse qui précède la glotte est attirée

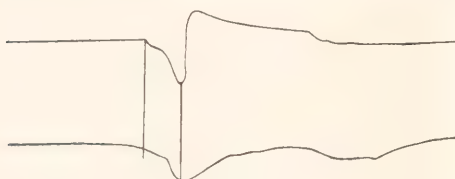


Fig. 111.

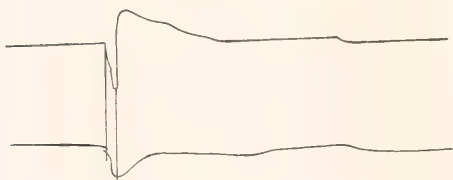


Fig. 112.

Graphische Aufnahme der Atembewegungen bei *Protopterus*. (Nach Dubois.) In beiden Bildern oben die Exkursion der Schnauze, unten in Fig. 111 die Bewegung des Mundbodens, in Fig. 112 des Rumpfes registriert.

en bas et en avant et la glotte s'ouvre; l'air pénètre alors dans la trachée et dans le poumon en même temps que la paroi abdominale se soulève“. Es handelt sich um die Tätigkeit von zwei Dilatatoren der „Trachea“ und um Senkung des Hyoidapparates. Es findet also keine „déglutition“ statt: die Lungenfüllung erfolgt gleichzeitig mit dem Herabsinken des Mundhöhlenbodens und die Mundöffnung ist während der Lungenfüllung noch etwas geöffnet (Fig. 111 u. 112). Die Nasenlöcher kommen nicht in Betracht. Es läßt sich auch nicht an eine aktive Dilatation des Rumpfes denken. — Die Exspiration folgt unmittelbar und beginnt synchron mit dem Anfang des Emporsteigens des Mundhöhlenbodens; sie erfolgt durch Erhebung des Hyoidapparates und durch Kontraktion der Rumpfwand, wahrscheinlich kommt zugleich aktive Kontraktion der Lungenwände vor (zuweilen erscheint die Exspiration verdoppelt: es handelt sich wohl um eine mehr selbständige

Tätigkeit der beiden Mechanismen). — Zwischen den zwei Respirationen besteht eine Halbinspiration, nachher wird die völlige Inspiration durchgeführt, unmittelbar darauf folgt die Exspiration und in Halbinspiration wird die Atmung eingestellt. Der Autor hat die Bewegungen der Schnauze, des Mundhöhlenbodens und der Rumpfwand registriert.

In der Norm sah DUBOIS Gruppen von 2—6 Atmungen, getrennt durch lange Pausen. Beim gereizten Tiere, welches aus seiner Hülle befreit wurde, kamen bis zu 28 Atmungen in 1 Stunde vor. Der Autor hat die normale Atmung registriert, indem er auf das Loch der Atemröhre eine Kautschukmembran befestigte. In der allmählich verschlechterten Luft erfolgten endlich 128 Atembewegungen in 1 Stunde. Nach Reizung hört man Schreie, oft wiederholt: das Geräusch kommt so zustande, daß das Tier eine mächtige Inspiration und dann eine heftige Exspiration vollführt, worauf wieder eine ganz schwache Inspiration folgt; dabei handelt es sich um Vibrationen der Glottislippen. (Werden beim schlafenden Tiere sämtliche Eingeweide entfernt, so erfolgt in lauem Wasser die ganze Reihe der oben geschilderten Erscheinungen; erst nach einigen Minuten stirbt das Tier.)

4. Teleostier.

Auf die im allg. Teile angeführten Daten über den Atemmechanismus hinweisend, wollen wir an dieser Stelle zuerst BAGLIONIS (19, 21) Versuch etwas ausführlicher schildern, die hauptsächlichsten Atemtypen der Teleostier aufzustellen und sie mit den ökologischen Verhältnissen der verschiedenen Fischgruppen in Beziehung zu bringen, da sonst eine Einteilung der Atemtypen keinesfalls der systematischen Stellung der Fische entspricht.

I. Als erster Typus der Atembewegungen werden jene der Percidae (*Serranus cabrilla*, *S. scriba*), Sparidae (*Crysophrys aurata*), Sciaemidae (*Corvina nigra*), Labridae (*Crenilabrus pavo*, *Labrus turdus*, *L. festivus*) angeführt; sie weisen vorwiegend dorsoventral und lateral erfolgende Mund- und Kiemenhöhlenbewegungen auf; bei der Inspiration wird die Branchiostegalklappe angepreßt, bei der Exspiration abgehoben (aktiv oder passiv; dabei tritt der Wasserstrom vom Kopf zum Schwanz gerichtet aus, s. unten). Die Exspirationsphase verläuft kürzer und steiler, die Inspiration zuerst steil, später langsam. Das Maul verharrt eine Zeitlang in geöffneter Stellung (inspiratorische Ruhepause der Kurve), wobei wohl das Wasser noch weiter angesaugt wird; auch das Operculum (aber nicht mehr die Branchiostega) zeigt ähnliches. Die Unterkieferbewegungen gehen denjenigen des Opercularapparates voran, während das Operculum und der Branchiostegalapparat sich fast zugleich bewegen.

II. Cottidae (*Trigla corax*), Cataphracti (*Dactylopterus volitans*), vielleicht auch Mullidae (*Mullus surmuletus*), Gobiidae (*Gobius paganellus*, *G. cruentatus*), Blenniidae (*Blennius gattorugine*, *B. ocellaris*), endlich auch Pleuronectidae (*Solea impar*, *S. monochir*, *S. lutea*, *Rhombus laevis*, *Arnoglossus*); sie bilden eine Uebergangsgruppe zum weiteren Atemtypus. Es wird auch hier die Mund- und Kiemenhöhle im longitudinalen Durchmesser stark erweitert und verengt (bei der Exspiration wird die Branchiostegalklappe nach oben [und hinten] gedrängt, der Wasserstrom ist von

unten nach oben gerichtet). Sonst sind ähnliche Verhältnisse zu verzeichnen wie bei I. Bei den Pleuronectiden werden die Atembewegungen, entsprechend dem asymmetrischen Körperbau, besonders von der nach oben gerichteten Körperseite vollführt.

III. Scorpaenidae (*Scorpaena scrofa*, *S. porcus*, *S. ustulata*), Trachinidae (*T. traco*, *T. vipera*, *Uranoscopus scaber*), Pediculati (*Lophius piscatorius*). Die Atembewegungen werden vorwiegend durch den mächtig entwickelten Branchiostegalapparat vollführt; bei der Exspiration wird die Mundöffnung hauptsächlich durch die passive Erhebung der Kieferklappen geschlossen; der Atemwasserstrom ist ebenfalls (wie bei II) von unten nach oben gerichtet. — Nach der Inspirationsbewegung des Unterkiefers bleibt die Mundöffnung in klaffender Stellung, während der Branchiostegalapparat weiter Atemwasser ansaugt. Der Verlauf der Respirationsphasen ist dem bei II beschriebenen ähnlich, doch wird er vorwiegend nur an der Branchiostega kenntlich, da z. B. bei *Scorpaena scrofa* das Operculum nur ganz gering, bei *Uranoscopus* gar nicht (auch das Maul gar nicht!) bewegt wird (bei dyspnoischer Atmung kommen allerdings auch proximal Atembewegungen vor). — Bei *Uranoscopus* setzt sich der Kiemendeckel als umgebogene Lamelle fort, welche den ganzen äußeren Spalt deckt und schützt: man findet hier dorsal an der Grenze des Kopfes und Rumpfes eine elliptische Oeffnung mit der Branchiostegalklappe; dadurch wird das im Sande vergrabene Tier vor Eindringen desselben in den Branchiostegalapparat geschützt. Bei *Lophius piscatorius* bildet die außerordentlich entwickelte Branchiostega eine große Tasche um die Kiemenbögen herum, und läßt nur eine enge Oeffnung (mit der Branchiostegalklappe) in ihrem seitlichen hinteren Abschnitt frei.

IV. Muraenidae, Syngnathidae, Sclerodermi. Der Branchiostegalapparat kann fast vollständig fehlen, so daß sogar nur eine passiv bewegte Hautfalte als Branchiostegalklappe an der verhältnismäßig kleinen Oeffnung des äußeren Kiemenspaltes übrig bleibt (der in III angeführte *Lophius piscatorius* deutet den Uebergang hierzu an). Sonst aber ist der Atemmechanismus der drei Gruppen sehr verschieden.

a) Muraenidae (*Muraena helena*, *Conger vulgaris*). Die Kiemenhöhlen sind räumlich von der Mundhöhle getrennt: jederseits bilden fünf kleine Oeffnungen eine Kommunikation mit derselben. Kein starrer Opercularapparat ist vorhanden. Die Erweiterung der Mundhöhle kann erfolgen, während sich die Kiemenhöhle noch nach außen entleert; ventilartige Klappen sowie aktive Zusammenschnürung der ganzen Wand verhindern das Rückströmen des Atemwassers. An einem gereizten Tiere, welches sich zum Beißen anschickt (indem es mit weit aufgesperrtem Maule sogar einige Minuten lang ohne Atembewegungen in Bereitschaft steht) kann man bei Wiederkehr der Atembewegungen deutlich beobachten, wie sich bei geöffnetem Munde der Isthmus zwischen dem Ende der Kiefer und dem Beginn der Schlundhöhle aktiv zusammenschnürt und die Bewegung peristaltisch weiter fortpflanzt. — Bei *Muraena helena* (und *Conger vulgaris*) besteht die Inspiration aus der Senkung des Unterkiefers, der Erweiterung der Mund- und Schlundhöhle in allen Durchmessern, endlich der Erweiterung der Kiemenhöhlen, während die ersteren bereits verengert werden; wenn das Atemwasser nach außen exspiriert wird, hat bei den Vorderabschnitten schon die Inspiration begonnen.

Auch in der ganzen Beschaffenheit der Kurven tritt der peristaltische Charakter der Atembewegungen hervor, indem oft kaum irgendwelcher Unterschied im Verlaufe der Inspirations- und Exspirationsphase erkennbar ist.

b) Syngnathidae (*Syngnathus acus, Hippocampus brevirostris, H. guttulatus*). Das von den zusammengewachsenen Kiefern gebildete Rohr besitzt vorn eine kleine quere Mundspalte, welche durch aktive Hebung eines beweglichen Unterkieferfortsatzes geschlossen werden kann. Das durch Erweiterung der Kiemenhöhlen eingesaugte Wasser wird bei der Exspiration — während welcher die Maulöffnung aktiv verschlossen wird — durch die kleinen äußeren Kiemenhöhlenöffnungen in der Richtung vom Bauch zum Rücken hervorgepreßt (es werden sogar, wenn das Tier nur mit dem Rostrum ins Wasser getaucht gehalten wird, zwei Wasserstrahle aus den passiv geöffneten Löchern ausgetrieben). Die bloße Beobachtung läßt schließen, daß die Bewegungen in den einzelnen Abschnitten im ganzen fast gleichzeitig erfolgen.

c) Sclerodermi (*Balistes capriscus*). Der Atemtypus erinnert an die Gruppe I; die Mund- und Kiemenhöhlen werden hauptsächlich lateral bewegt; die enge Mundöffnung ist mit Kieferklappen versehen, an den beiden äußeren Kiemenhöhlenmündungen sind (Branchiostegal-)Klappen angebracht. Die Exspirationsphase ist steiler und kürzer; die Bewegungen erfolgen in allen Abschnitten ziemlich gleichzeitig.

Sehr bemerkenswert ist Baglionis Hinweis, daß zwischen den einzelnen Atemtypen und der Lebensweise ein unverkennbarer Zusammenhang besteht. Die in der III. Gruppe enthaltenen Fische, ausgezeichnet durch überwiegende Bedeutung der Branchiostegalbewegungen, sind ausgesprochene Grund- oder Bodenfische, benthonische, seßhafte Formen: nun bewirken aber die Branchiostegalbewegungen die zweckmäßigste Wassererneuerung, indem hierdurch ein von vorn nach hinten zu den Kiemen und von den Kiemen weiter nach außen gerichteter Wasserstrom zustande kommt. Demgegenüber kommt bei der Gruppe I — Fischen, die nie am Boden vorkommen, nektonischen, pelagischen Formen — vorwiegend die Opercularatmung vor: dadurch wird ebenfalls eine Wassererneuerung erzeugt, doch nicht mehr so ausgiebig wie durch die Branchiostegalbewegungen; wir müssen aber bedenken, daß diese ausgezeichneten Schwimmer durch ihre Vorwärtslokomotion einen longitudinal verlaufenden Wasserstrom bewirken, durch den die Tätigkeit des Branchiostegalapparates ersetzt werden kann. — Die Gruppe II enthält Uebergangsformen vom Plankton zum Benthos, zugleich auch den I und III verbindenden Atemtypus.

Auch die Richtung des Exspirationsstromes zeigt zweckmäßige Verhältnisse: bei der I. (nektonischen) Gruppe ist derselbe von vorn nach dem Schwanz gerichtet, wodurch die Vorwärtslokomotion gefördert wird; bei der III. (benthonischen) Gruppe aber vom Bauche zum Rücken, so daß gleichsam die sitzende Lage des Fisches befestigt wird.

a) Malacopterygii.

Mormyridae.

Ueber die äußeren Kiemenfilamente der Embryonen s. bei BRIDGE (35). Ueber die Schwimmblase von *Gymnarchus* s. WINTERSTEIN, dies. Handb., p. 156. Ueber *Hyperopisus* s. allg. Teil p. 666. S. auch bei BUDGETT (40).

Notopteridae.

Unter den Notopteriden weist *Xenomystus nigri* (ein Nachtfisch) insbesondere oft in der Dämmerung Luftventilation, wohl eines Kiemenbogen-Luftatemorganes, auf, durch plötzliches Emporschnellen zur Wasseroberfläche; wir haben das Tier bisher nur kurze Zeit in Beobachtung, aber es ist ausgeschlossen, daß es sich um Darmatmung handelt, wie dies z. B. ARNOLD (4) gemeint hatte.

Osteoglossiden.

Bei den Osteoglossiden kommt bei den *Arapaima*, *Heterotis* eine lungenartig gebaute Schwimmblase vor, bei *Heterotis Ehrenbergii* auch am 4. Kiemenbogen ein akzessorisches „Atemorgan" (s. auch RAUTHER, 142). Die Embryonen von *Heterotis* besitzen äußere Kiemen.

Pantodontidae.

Diese jetzt schon in den Aquarien ziemlich verbreiteten und sogar wiederholt in Gefangenschaft zur Vermehrung gebrachten Fische, welche man auch als einzige „fliegende Süßwasserfische" bezeichnet (doch handelt es sich bei weitem nicht um so ausgiebige Gleitbewegung in der Luft wie bei *Exocoetus* oder *Dactylopterus*), ventilieren aus der Atmosphäre, aber die Art der Luftatmungsorgane ist bisher nicht erforscht worden. Sie nehmen bei Zimmertemperatur etwa in 2 bis 10 Minuten, aber bisweilen noch seltener von der Wasseroberfläche, an der sie sich immer dicht halten, gewöhnlich ohne sich zu rühren, durch die stark geöffnete mächtige Mundspalte eine große Luftmenge auf, von der bei der Mundschließung ein erheblicher Teil durch den Mund und durch die Kiemendeckelspalten (gewöhnlich einerseits) nach außen entleert wird. Kiemendeckelbewegungen sind gewöhnlich nicht vorhanden und sind dann so fein, daß man sie kaum sieht; nur bei der Luftventilation werden sie auffälliger. Die Kiemenatmung scheint völlig untergeordnete Bedeutung zu besitzen; auch in sauerstoffarmem Wasser werden die Kiemenatembewegungen kaum deutlicher, sofern der Fisch aus der Luft ventilieren kann.

Phractolaemidae.

Die Lebensweise von *Phractolaemus Ansorgii* soll derjenigen von *Cobitis* ähnlich sein. Neben der Kiemenatmung besitzt er eine ausgiebige Luftatmung, wobei wahrscheinlich seine große mit offenem Luftgang versehene Schwimmblase mitwirkt (REUTER, 150). Im einzelnen weichen aber die Schilderungen des Ventilationsaktes stark voneinander ab. KÖHLER (98) gibt an, daß der Fisch in Abständen von wenigen Minuten blitzschnell nach der Oberfläche fährt, um Luft zu schnappen; dabei stößt er angeblich gelegentlich unter zirpendem Geräusch eine Luftblase aus dem After. Die Luftatmung hilft diesen

Tieren wohl über die Trockenperiode hinweg, in der sie im feuchten Schlamme vergraben liegen. JÜRGENS (92) hebt hervor, daß die noch vor Berührung des Wasserspiegels aus Mund- und Kiemenöffnung entleerte Luftmenge auffallend groß ist, wie er sie weder bei den Kletterfischen noch bei den Kiemensackwelsen beobachtet hat: wenn das Tier in einer Entfernung von 3—4 cm unter der Wasseroberfläche die Luft abgibt, ist sein Kopf von dicken, erbsengroßen Luftblasen völlig eingehüllt, die das Wasser beim Aufsteigen in eine kräftige Bewegung versetzen, wie beim Kochen. Der Autor bekämpft entschieden KÖHLERS Angabe, daß das Tier Darmatmung aufweist und erklärt sie durch die Schwierigkeit der Beobachtung bei zu kleinen Exemplaren, während bei größeren ein Irrtum ausgeschlossen ist. Auch die Schnelligkeit des Ventilationsaktes ist nicht so groß, wie es KÖHLER schildert.

Clupeidae.

Bei *Chanos salmoneus* wird über ein „coiled gille-like organ (gill-helix)“ am 4. Kiemenbogen berichtet, welches in einem blinden Ausläufer der Kiemenhöhle liegt (BRIDGE, 35). — *Lutodeira chanos* besitzt (J. MÜLLER, 126) eine hinter der Kiemenhöhle liegende Höhle, welche mit der Kiemenhöhle durch ein Loch neben dem Schultergürtel kommuniziert; in dieser Höhle befindet sich eine akzessorische blättrige Kieme mit knorpeligen Stützen (s. auch STANNIUS und etwas abweichend bei HYRTL). Ganz ähnliche spiralige Blindsäcke hat HYRTL bei *Meletta thryssa*, *Chatoessus chacunda*, *Clupanodon aureus*, *Kowala albella*, *Sardinella anchoria*, *Gonostoma javanicum* beschrieben. — BENNET (23) beschreibt die Schwimmblase von *Clupea* als einerseits in den Magen, andererseits in die Kloake ausmündend, welch letztere Mündung sogar einen freieren Gasdurchtritt zulassen soll. (S. auch bei RAUTHER, 142.)

b) Ostariophysi.

Characinidae.

Ein akzessorisches Atemorgan kommt im Diverticulum der Kiemenhöhle oberhalb des 4. Kiemenbogens bei *Xenocharax* und *Citharinus* vor. Es wurde bei *Citharinus geoffroyi* CUV. von SAGEMEHL (161) eingehend beschrieben: der akzessorische Kiemensack ist mit zahlreichen Läppchen besetzt, welche sich dachziegelförmig decken; ihre Wand sowie diejenige der in den Kiemensack mündenden Gänge besteht zum großen Teil aus quergestreifter Muskulatur: bei der Unkenntnis der Lebensweise des Tieres läßt sich nicht sagen, ob Wasser oder Luft in das Organ aufgesaugt und wieder aus demselben entleert wird; nach dem Darminhalt zu urteilen ist er ein Schlammfisch, und gerade bei den Schlammfischen kommen akzessorische Atmungseinrichtungen sehr oft vor. BOULENGER (33) führt von den Characiniden noch *Xenocharax* auf, mit ähnlicher Bildung; *Serrasalmo* soll ganze Stunden außerhalb des Wassers leben (und im Wasser Stimmlaute aufweisen). Ob es sich hier sowie bei den eigentümlichen Blindsäcken von *Microdus* und *Curimatus* (vielleicht auch *Caenotropus*, *Hemiodus*, *Prochilodus*) um Luftatmungsorgane handelt, ist nicht bekannt, aber wahrscheinlich (s. RAUTHER, 142). Ueber *Metynnis unimaculatus* habe ich bei STRICKER (180) eine Notiz gefunden, wonach der Fisch oft mit einer plötzlichen Bewegung schräg oder gar wagerecht liegend sogar über die Wasseroberfläche hinausschießt, außerdem auch (nicht beunruhigt) senkrecht nach oben schnellt, wobei sich aber nicht sicherstellen ließ, ob etwas Luft ausgestoßen wird; in Zwischenräumen von etwa 1/2 Stunde soll der Fisch regelmäßig auf einen Moment an die Oberfläche gehen, auch in sauerstoffreichem

Wasser. — Die Schwimmblase als Atemorgan wird nach Jobert (90, 91) bei *Erythrinus* (*brasiliensis, taeniatus* und bei *Sudis*) benutzt (bei *Erythrinus trahira* nicht), s. bei Winterstein, dies. Handb., p. 156.

Cyprinidae.

Ein suprabranchiales akzessorisches Atemorgan (pharyngealer Atmung?) scheint nach Boulenger (32) bei *Hypophthalmichthys molitrix* (China, Mandschurien) vorhanden zu sein.

Bei den Cobitidinen kommt bei *Cobitis* (*Misgurnus*) *fossilis* noch ausgebildete Darmatmung vor (s. im allg. Teile und bei Winterstein, dies. Handb., dies. Band, p. 144). Durch systematische Aenderungen des Sauerstoffgehaltes im Wasser sowie in der oberhalb desselben befindlichen Atmosphäre sowie durch Temperaturänderungen des Mediums haben Babák (10) und Babák und Dědek (16) die Beziehungen der Darm- und Kiemenatmung eingehend dargelegt. Des weiteren haben sie bei unseren drei Cobitidinen — (*Misgurnus*) *Cobitis fossilis* (Schlammpeitzger), *Cobitis taenia* (Steinbeißer) und *Nemachilus barbatula* (Bartgrundel) — eine absteigende Reihe der respiratorischen Tätigkeit resp. der Entwicklung des Ventilationsmechanismus der Verdauungsröhre nachgewiesen, in Zusammenhang mit der Lebensweise dieser Fische (11). *Cobitis fossilis* steht im Vordergrund; bei ihm ist die Darmatmung am vollkommensten entwickelt, wohl damit im Zusammenhange, daß er in schlammigen Bächen, Sümpfen und Wassergräben sich aufhält; er macht zuweilen auch in kühlem, ausreichend mit Sauerstoff beladenem Wasser davon Gebrauch; nach Verhinderung der Luftaufnahme wird bei Zimmertemperatur eine sichtliche Dyspnoë an den Kiemenatembewegungen wahrgenommen.

Wir haben neuerdings die beiden Labyrinthe zerstört; dadurch wird die Luftaufnahme in den Darm vereitelt, denn das Tier gelangt nur zufällig an die Wasseroberfläche, und auch wenn man die Schnauze des oft am Rücken liegenden Fisches leicht in die Luft erhebt, wird zwar ein Schluckreflex ausgelöst, aber die aufgenommene Luftmenge gelangt größtenteils durch die Kiemendeckelspalten wieder nach außen, wohl deswegen, weil die Muskulatur infolge der Aufhebung des Labyrinthtonus nicht genügend kräftig funktioniert. Sogar in seichtem Wasser, dessen Tiefe die Körperdicke des Fisches kaum übertrifft, so daß ein Gasaustausch mit der Atmosphäre leicht ermöglicht ist, werden auffallende dyspnoische ununterbrochene Atembewegungen wahrgenommen (s. den allg. Teil); das Blut zeigt schon durch seine Farbe ungenügende Durchlüftung, und es gelingt nicht, ein solches Tier längere Zeit am Leben zu erhalten. Die schlaffe Muskulatur vermag auch nicht den Luftinhalt des Darmkanals auszupressen.

Cobitis taenia weist in Wasser, in welchem bei *C. fossilis* nach der Darmventilation auffällige Pausen der Kiemenatmung auftreten, gewöhnlich unaufhörlichen Kiemenatemrhythmus auf, sogar von deutlich dyspnoischem Charakter, ohne daß die Darmatmung benützt würde. Erst in großer Not greift er zur Darmventilation, welche auch bei weitem keine so ausreichende Versorgung des inneren Mediums bewirkt, wie bei *Cobitis fossilis*. Auch die Art des Ventilationsaktes ist abweichend: während *Cobitis fossilis* sehr rasch Luft

in den Mund aufnimmt und behend mit dem Vorderkörper zum Boden umbiegend aus dem bei der schnellen Lokomotion sehr bald nach der Entfernung des Kopfes der Wasseroberfläche genäherten Hinterkörper verbrauchte Luft entleert, so daß der ganze Akt gleichsam einheitlich verläuft, pflegt *C. taenia* in seiner Atemnot oft längere Zeit mit dem Munde an der Wasseroberfläche zu hängen, so daß es den Anschein hat, als ob die sukzessiv verschluckten Luftmengen die alten allmählich herauspressen würden; der sichtliche Kraftaufwand unterscheidet sich sehr von dem leichten prompten Ventilationsgeschäfte des *C. fossilis.* In der Natur wird *C. taenia* auch schon in fließenden Gewässern aufgefunden, aber immer nur in Gewässern mit sandigem oder steinigem Boden, wo günstigere Sauerstoffverhältnisse herrschen als an den schlammigen Aufenthaltsorten von *C. fossilis.*

Nemachilus barbatula findet sich ausschließlich in fließendem Wasser und läßt sich schwer lange Zeit in der Gefangenschaft halten; in nicht durchlüfteten kleineren Aquarien bei gewöhnlicher Zimmertemperatur wird bei ihr schon ein dyspnoischer Atemrhythmus beobachtet, bei dem man sie keine Luft aufnehmen sieht. In äußerster Not schluckt dieser Fisch zwar Luft, aber mit großer Anstrengung, und nur ein kleinerer Teil davon gelangt in den Darmkanal, dessen Atemtätigkeit nach den Versuchen von Babák und Dědek auch sehr schwach ist; es entsteht aber fast ein kontinuierlicher Luftstrom von der Mundöffnung durch die Kiemendeckelöffnungen nach außen. Kleine *Nemachilus*-Exemplare in künstlich sauerstoffarmem Wasser gehalten kann man aber leicht an ausgiebige Darmventilation gewöhnen. — Ueber die Möglichkeit einer phylogenetischen Verknüpfung der akzessorischen Atemtätigkeit der Cobitidinen mit ihrer Lebensweise s. Babák (11).

In feuchter Luft hat Calugareanu (41) den Schlammpeitzger bis zu 40 Stunden am Leben erhalten (je nach der Temperatur), wobei der Gaswechsel nur durch die Haut und den Darm vollführt wird; über seine Bemühung, die Hautatmung auszuschalten, s. bei Winterstein in dies. Teile des Handb., p. 147. — Die Unmöglichkeit eines längeren Ueberlebens in der Luft bei erschwerter Hautatmung, trotz der Darmatmung, wird dadurch erklärt, daß das Tier durch den Darm zwar genügend Sauerstoff erhält, aber sich nicht der Kohlensäure ausreichend zu entledigen vermag.

Ueber die Darmatmung von *Misgurnus anguillicaudatus* s. Babák (16); bei *Lepidocephalichthys* s. Köhler (99); bei *Acanthopsis* s. Köhler (99a).

Ueber die gestreifte Darmmuskulatur von *Cobitis fossilis* und *Tinca* s. z. B. Du Bois-Reymond (55) (es sollen da zwei quergestreifte Schichten vorkommen). Man könnte an eine Beteiligung dieser Muskulatur bei der Luftventilation des Darms denken; auch bezüglich der Schleie (*Tinca*) gibt Cattaneo sowie auch Du Bois-Reymond an, daß der Fisch Luft, „vielleicht in die Schwimmblase“, verschluckt, dasselbe soll auch bei Cypriniden ohne quergestreifte Muskulatur in der Darmwand der Fall sein. Nach Jäger (89) nehmen die Schleie, wenn man sie in so flachem Wasser hält, daß ihr Maul nicht völlig bedeckt wird, Luft in den Verdauungstraktus auf.

Nach Dekompression beobachtete Jäger bei *Tinca vulgaris* das Emporsteigen des Fisches ohne jede Flossenbewegung unter Ausspeien zahlreicher Luftblasen (aus der Schwimmblase durch den Ductus pneumaticus entleert!) aus dem

Munde; aber eine Füllung der Luftblase aus der Atmosphäre, und also eine respiratorische Tätigkeit der letzteren ist unwahrscheinlich.

Siluridae. Loricariidae. Aspredinidae.

Die welsartigen Fische können nach BOULENGER (33) in sehr schlechtem Wasser leben, indem sie Luft von der Oberfläche aufnehmen, ja sie sollen auch längere Zeit außerhalb des Wassers aushalten, auch wenn bei ihnen keine speziellen Luftatmungsorgane entwickelt sind. Die Hautatmung scheint bei ihnen von größerer Bedeutung zu sein als bei den meisten Fischen (s. *Amiurus nebulosus* bei LAVANDEN, 109); neuerdings berichtet RAUTHER (142), daß bei *Amiurus* die Mundhöhlenschleimhaut unter dem Epithel ein reiches Kapillarnetz aufweist, aber am Integument konnte nichts Ungewöhnliches sichergestellt werden.

Akzessorische suprabranchiale Luftatmungsorgane (s. schon WINTERSTEIN in dies. Handb., p. 153) hat insbesondere RAUTHER (142) bearbeitet (*Clarias*, s. auch VAILLANT, 188, *Heterobranchus*, *Saccobranchus* usw.). Insbesondere *Saccobranchus* soll imstande sein, mehrere Tage außerhalb des Wassers zu leben und nach DOBSON (52) ohne Luftatmung bald zugrunde gehen. Die Struktur der Luftatmungsapparate mit Hinsicht auf den Ventilationsmechanismus hat BÖHME (30) zu erforschen versucht; die hintere Wand des Atemsackes ist durch eine zwerchfellartige Platte gestützt, vom M. lateralis ziehen Muskeln zu den seitlichen Portionen an die nach hinten zugewandte Fläche, weiter von der inneren Fläche der Clavicula zu den vereinigten Copulae des 4. und 5. Kiemenbogens je zwei Muskeln, endlich sind solche auch im Inneren dieser Platte. Die Einsaugung der Luft scheint durch die ventrale Portion der Lateralmuskeln zustande zu kommen, unter Mitwirkung der eigenen Muskelfasern der Platte, während die zuletzt erwähnten Muskelpaare wohl der Ausatmung dienen.

Ueber die Darmatmung von *Callichthys*, *Doras*, *Hypostomos* wurde schon von WINTERSTEIN (dies. Handb., p. 149) nach JOBERT berichtet. Der eigentümliche Umstand, daß bei *Hypostomos* (*Acarys*) die verbrauchte Luft nicht durch den After, sondern durch den Mund oder die Kiemenspalten abgegeben wird, ließe sich wohl mit der außerordentlichen Länge des Darmkanals in Beziehung bringen, von dem doch nur der hinter dem Munde gelegene Abschnitt als Atemdarm funktionieren wird (nach seinen Strukturverhältnissen zu schließen). — Die Gattungen *Doras*, *Oxydoras* und *Rhinodoras* sollen während der trockenen Jahreszeit von den austrocknenden Becken auswandern und ganze Nächte auf dem Wege verbringen (GÜNTHER, 76).

An *Corydoras marmoratus* haben wir eine Reihe von Untersuchungen angestellt, nach denen es sicher ist, daß schon unter den gewöhnlichen günstigen Durchlüftungsverhältnissen des Mediums diese Panzerwelse sich regelmäßig der Darmatmung bedienen. Wie bei anderen mit ausgiebig tätigen akzessorischen Atemmechanismen ausgestatteten Fischen ist bei *Corydoras* der Kiemenatemrhythmus höchst unregelmäßig; es treten zeitweise apnoische Pausen auf, während andere Male eine so rasche Atemfrequenz beobachtet wird, daß man keine genaue Zählung ausführen kann; teilweise ist diese Unregelmäßigkeit an die Darmventilation gebunden. Wenn man die letztere verhindert, so steigt der ununterbrochene Kiemenatemrhythmus bis zur Unzählbarkeit an,

später wird er verlangsamt, aber die Amplituden der Kiemendeckel sind ungemein groß; das Tier ist zugleich sehr unruhig und macht unaufhörlich Versuche, die Atmosphäre zu erreichen. Nach der Darmventilation (bei der oft ganz deutlich die Entleerung der verbrauchten Luft aus dem After beobachtet werden kann) erscheint gewöhnlich Beruhigung, ruhige Kiemenatmung und sogar Apnoë; die Unterbrechung der Pause und allmählich stärkere und frequentere Atmung sind Anzeichen der nahenden Luftaufnahme. In sauerstoffarmem Wasser erfolgt die Darmventilation häufiger. Größere Exemplare scheinen öfters zu ventilieren als kleine.

Ueber *Corydoras undulatus* Rgn. s. Arnold (8), über *Corydoras macropterus* s. Rachow (139); daselbst wird auch berichtet, daß *Stegophilus maculatus* wie die Panzerwelse häufig an der Wasseroberfläche atmosphärische Luft schnappt, andere kleine Arten dieser Gattung schmarotzen in größeren Fischen, so *S. insidiosus* in den Kiemen von *Platystoma coruscans*. — Nach Liebig (110) wird bei *Corydoras marmoratus* die Luftaufnahme erst bei 7 Wochen alten, 15 mm langen Jungen wahrgenommen.

Von *Macrones vittatus* wird angegeben, daß er eigentümliche Geräusche von sich gibt, angeblich vermittelst der großen Schwimmblase (s. Reuters Bericht, 150). Ueber einen besonderen Muskelapparat zum willkürlichen Zusammendrücken der Schwimmblase bei Siluriden s. bei Günther (76). — *Clarias mossambicus* soll überhaupt ein regelrechtes amphibisches Leben führen und sich als älteres Tier mehrere Tage lang außerhalb des Wassers aufhalten (Reuter). *Gymnallabes typus* (Arnold, 7) ventiliert sehr rasch aus der Atmosphäre; außerdem soll er eine sehr zarte blutreiche Haut besitzen.

Unter den Loricariiden soll bei *Plecostomus* die Atemluft den Darmkanal wieder durch den Mund oder die Kiemenschlitze (Jobert, 90) verlassen; s. über *Plecostomus commersoni* auch Reuter (150).

Ueber die eigentümlichen Anpassungen der kleineren gepanzerten welsartigen Loricariiden berichtet eingehend Rauther (143). Diese Fische bewohnen rasch fließende Bäche und Flüsse, wo sie sich mit ihrem „Saugapparat“ festzuheften pflegen, wobei ihnen zugleich die Haken des Operculardornes, die feinen nach hinten gerichteten Zähnchen an den Platten des knöchernen Hautpanzers und die mächtigen Stacheln am Vorderrande der Brustflossen behilflich sind (Schomburgk, Rauther). Rauther beschreibt eingehend das „Haftmaul“ von *Otocinclus* und *Plecostomus*. Die breiten Lippen, mit rundlichen Papillen besetzt, umgeben eine Art Vestibulum, das weiter nach innen durch Reihen kammförmig angeordneter schlanker Zähne begrenzt wird; vom Dach der Mundhöhle springt eine horizontal ausgespannte mit dem freien Rande nach hinten gerichtete Membran vor, die Atemklappe („Gaumensegel“), eine entsprechende untere Klappe ist nur angedeutet. Die Fische heften sich an Steinen, an der Glaswand des Aquariums etc. an, indem sie den Mund weit öffnen, derart, daß die Zähne die Unterlage berühren und die Lippen dieser flach aufliegen. Regans Meinung, daß dabei das Wasser durch die Kiemenöffnungen eingezogen und wieder ausgestoßen werde, ist unrichtig. Der Wasserstrom fließt zwischen den Papillen, insbesondere an den Mundwinkeln, dicht an den Barteln, hindurch, weiter bilden die dichtgestellten gatterartig angeordneten Zähne eine zweite

Absperrung, die nur die kleinsten festen Partikelchen durchläßt. Die Saugwirkung beruht nach RAUTHER durchaus auf dem Wasserstrom, der durch rhythmisch abwechselnde Erweiterungen und Verengerungen der Mund- und Rachenhöhle beständig vom Munde durch die Kiemenspalten nach außen getrieben wird. Man sieht dabei die Kehlregion in oszillierender Bewegung, bei kleineren *Plecostomus* etwa 170—225mal in 1 Minute. (Der gepanzerte Kiemendeckel scheint dabei weniger beteiligt zu sein.) Während der Inspirationsphase ist der äußere Kiemenschlitz fest geschlossen, die Atemklappe dem Mundhöhlendach angedrückt, bei der Exspiration wird die letztere gesenkt und verschließt den Mund; das Atemwasser tritt durch einen kurzen und engen Schlitz aus, welcher von einem dünnen beweglichen Bezirk der Kiemendeckelmembran überdeckt wird (daselbst läßt sich eine starke Schicht quergestreifter Muskelfasern nachweisen): dieser Bezirk befindet sich bei ruhiger Atmung in beständig auf- und abklappender Bewegung.

RAUTHER führt die analoge Bildung des Haftmaules bei den Doradinen *Exostoma* und *Euchilichthys* (BOULENGER) wie auch bei dem Cypriniden *Discognathus lamta* an (STEINDACHNER, LEYDIG), ja findet sogar manche Analogien mit dieser Mundbildung auch bei den Kaulquappen und bei *Petromyzon*. (Wie das scheibenförmige Saugmaul bei im Systeme entfernten Tieren wiederkehrt, finden sich auch die thorakalen Haftapparate einerseits bei den Anurenlarven, andererseits bei den indischen Gebirgsformen von welsartigen Fischen und bei dem Cypriniden *Gastromyzon borneensis*.) — Auch andere Analogien bestehen zwischen der Umgestaltung der Loricariiden und der Kaulquappen (z. B. die Siebfortsätze der ersteren, die „Filterkrausen" der letzteren, denen auch respiratorische Tätigkeit zugeschrieben wurde usw.)

Wir haben an Loricarien (*Loricaria parva*) insbesondere über den Atemrhythmus Untersuchungen angestellt (s. BABÁK, 15 und den allg. Teil, p. 655); was den Atemmechanismus betrifft, glauben wir RAUTHERS Ergebnisse stützen zu können. Die mächtige Atemklappe vollführt bei dem an der senkrechten Wand festgesaugten Tiere sehr schön zu verfolgende Exkursionen. Das Atemwasser wird da nur durch die zwei seitlichen Spalten der „Saugscheibe" eingesogen; hier und da macht der ganze taschenförmig vorgestülpte Mundapparat einen stärkeren schnappenden Atemzug; zuweilen wird das Atemwasser fast nur einseitig nach hinten hervorgepreßt, mit so großer Kraft, daß z. B. der Sand hinter der Kiemenspalte weit weggefegt wird. Die Hauptbewegung kommt am Mundboden in vertikaler Richtung zustande, so daß man da unwillkürlich an die Kehlatmung der Anuren erinnert wird. — Ungestört atmet die *Loricaria* ganz auffallend periodisch (s. den allg. Teil).

Niemals konnten wir bei im Aquarium gehaltenen Tieren eine Darmatmung wahrnehmen (gegenüber JOBERT), überhaupt keine akzessorische Luftatmung. Dennoch wird von SCHOMBURGK (s. RAUTHER) angegeben, daß Loricariiden oft auf feuchtem Sande liegend angetroffen werden. — S. auch *Xenocara* (ARNOLD, 5).

Bei den Aspredininiden sind die Kiemendeckelspalten zu kleinen Löchern in der Nähe der Brustflossen verkleinert.

c) Symbranchii.

In der Unterordnung Symbranchii, welche sich nebst anderen durch das Zusammenrücken der Kiemenöffnungen in eine ventrale

Spalte und durch das Fehlen der Schwimmblase auszeichnet, werden (Boulenger, 35) zwei Familien, Symbranchidae und Amphipnoidae, unterschieden.

Bei den Symbranchidae, welche ohne Schuppen sind, hat gewiß die Hautatmung hohe Bedeutung; *Symbranchus* lebt in den periodisch austrocknenden Wassertümpeln Südamerikas, wo er sich in den Schlamm eingräbt; sonst besitzt er ausgebildete Kiemen. — *Monopterus javanensis* ist ein Bewohner des Süßwassers von Süd- und Ostasien; nach Volzs (191) Erkundigungen bei den Siamesen und Malayen begibt er sich mit dem weichenden Wasser aus den überschwemmten Reisfeldern in die tiefsten Stellen und gräbt sich zuletzt in die Erde ein bis $1^1/_2$ m tief, von wo er von den Eingeborenen ausgegraben wird; er soll hier monatelang verbleiben bis zur Regenzeit, obwohl er auch Wanderungen unternehmen soll. Volz selbst hat gesehen, daß die Fische nach zweitägigem Aufenthalt in einem Gefäße ohne Wasser am Leben blieben; in den Körben brachten sie (vielleicht „aus dem Munde" — nach dem aber, was Volz weiter berichtet, möchten wir eher schließen, durch den After) ein Geräusch hervor. Ueber die Kreislaufseinrichtungen s. das Orig. Ueber den Mechanismus des Luftschöpfens ist nichts bekannt (Volz führt zwei lange Muskeln an, welche vom 13. oder 14. Wirbel zur Dorsalfläche des Oesophagus verlaufen).

Zu den Amphipnoiden gehört der amphibienartig lebende *Amphipnous cuchia* (Süß- und Brackwasser Indiens und Burmas); nur der 3. Kiemenbogen besitzt Kiemenfäden, da die Atmung vorwiegend durch die Luftsäcke verrichtet wird, welche hinter dem Kopfe in gefülltem Zustande als zwei runde Erhöhungen auffallen; sie sollen in ihrer Struktur an die hinteren Abschnitte der Schlangenlungen erinnern; die Mündung befindet sich in der Kiemenhöhle. Owen hat unter der Schleimhaut dieser Luftsäcke eine aus quergestreiften Fasern zusammengesetzte kontinuierliche Muskelschicht beschrieben (s. Rauther, 142). Die Kiemen sind auf das äußerste reduziert (Hyrtl). Es scheint, daß auch die Rachenwand an der Luftatmung sich beteiligt. — Im Wasser steigt der Fisch beständig zur Wasseroberfläche um Luft zu holen, die für ihn unentbehrlich ist; er wird oft auch nach Art der Schlangen an den mit Pflanzen bewachsenen Ufern und in den Löchern liegend vorgefunden. Nach Taylor gibt er bei schnellem Auspressen der Luft aus den Atemsäcken zischende Töne von sich.

d) Apodes.

Anguillidae, Muraenidae. Die inneren Kiemenöffnungen sind gewöhnlich auf kleine Löcher reduziert, so daß die Kiemenhöhlen von der Mundhöhle völlig getrennt sind, womit der eigentümliche peristaltische Mechanismus der Atmung zusammenhängt (s. p. 607): während der Unterkiefer exspiratorisch gehoben wird, wird die Kiemenhöhlenwand noch inspiratorisch erweitert (Baglioni, 19).

Es wird berichtet, daß manche aalartige Fische zuweilen das Wasser verlassen. In dieser Hinsicht sind aber viele Angaben übertrieben, wie auch über die Fähigkeit dieser Fische in der Luft auszuhalten. Man hat die letztere insbesondere mit der Enge der äußeren Kiemenspalte in Beziehung gebracht; aber Polimanti (135) hat neuerdings nachgewiesen, daß der anatomische Bau der Kiemenhöhle, die Anwesen-

heit oder das Fehlen des Wassers in derselben keinesfalls über die größere oder geringere Lebensdauer der Fische außerhalb des Wassers entscheidet (*Conger vulgaris* z. B. wurde schon in 1 Stunde 42 Minuten asphyktisch). Jacobs (87) meint, daß der Aal in dem Ductus pneumaticus ein Organ besitzt, mit Hilfe dessen er während des Aufenthaltes außer Wasser den Sauerstoff seiner Schwimmblase zur Gewebsatmung heranzuziehen vermag. — Day (49) berichtet über das Luftschnappen von *Ophichthys*.

Baglioni hat hervorgehoben, daß die Muräniden in der Luft überaus selten Ausspeireflexe zeigen; der reflektorische Atemstillstand tritt sogleich in Erscheinung und dauert lange an, ehe die „Luftatmung" erscheint; Baglioni meint, daß dies wahrscheinlich mit dem „verhältnismäßig langen Ueberleben der Aale" in der Luft in Beziehung steht.

Remak (146) berichtet, daß „die freie Lefze der engen Kiemenspalte bei *Muraena anguilla* durch den Kiemenhautmuskel gebildet wird".

e) Haplomi.

Galaxiidae.

Bei den Galaxiidae bemerkt Boulenger (35), daß *Neochanna* (Neu-Seeland) auch weiter vom Wasser entfernt Löcher für sich ausgräbt.

Esocidae.

Unter den Esocidae wird *Umbra limi* („mud-fish", Kanada) oft im Schlamm in den Prärien eingegraben gefunden (Boulenger, 35). Es wird über ihr Luftschlucken berichtet (s. bei Rauther, 142). — Bei der Dekompression (Jäger, 88) speit der Hecht unter lebhaften Bewegungen zahllose Luftblasen an den Kiemendeckeln aus (aus der Schwimmblase entleert); doch an eine Füllung aus der Atmospäre (zu Respirationszwecken usw.) läßt sich nicht denken.

Cyprinodontidae.

Von den beliebten Aquarienfischen der Gattung *Fundulus* und insbesondere *Rivulus* ist es bekannt, daß sie sich oft oberhalb der Wasseroberfläche aufhalten (an den Seitenwänden oder Deckscheiben, mit einer Seitenfläche platt angedrückt, sogar stundenlang; z. B. Schreitmüller, 168); man glaubt oft, dieses Verhalten durch zu warmes Wasser u. a. erklären zu dürfen, aber es wird angegeben (s. z. B. Reuter, 150), daß sie auch in ihrer Heimat das Wasser oft verlassen sollen, um nach Fliegen zu jagen. — Sonst soll *Anableps* in den Mündungsgebieten der südamerikanischen Ströme gleichsam die indopazifischen amphibischen Fische *Periophthalmus* und *Boleophthalmus* vertreten (s. auch in Rauther, 142).

Bei *Lebias, Girardinus, Jenynsia, Orestias* sollen nach Mazza (118) „Ergänzungskiemen" am dorsalen Ende des 1. Kiemenbogens auftreten; Rauther (142) stimmt mit ihm überein, daß es sich um eine individualisierte dorsale Gruppe modifizierter Kiemenblättchen handelt, die den suprabranchialen Atemsäcken bzw. -anhängen der Labyrinthfische entspricht. — Ueber die Luftatmung dieser Gattungen ist uns nichts bekannt.

f) Heteromi.

Unter den Fierasferidae soll die Schwimmblase im vorderen Abschnitte einen Muskelapparat für Dilatationszwecke besitzen.

g) Percesoces.

Tetragonuridae.

Nach BOULENGER (35) wohnen die Jungen in den respiratorischen Organen von großen Salpen.

Ammodytidae.

Sie erheben sich zeitweise („fliegend") über die Wasseroberfläche.

Ophiocephalidae, Anabantidae.

S. etwas weiter unten „Labyrinthfische"; nach verschiedenen Autoren (s. neuerdings auch RAUTHER, 142) ist es aber nicht angemessen, die pharyngeale Atemhöhle der Ophiocephaliden (d. h. den eigenartig ausgebuchteten Rachenraum) mit den Luftsäcken der übrigen sogenannten „Labyrinthfische" zu identifizieren; man könnte also vielleicht nur Anabantiden und Osphromeniden als „Labyrinthfische" bezeichnen. Im ganzen findet RAUTHER, daß das akzessoriche Atemorgan des *Ophiocephalus* an *Periophthalmus* erinnert (s. weiter unten).

h) Acanthopterygii.

Osphromenidae.

Sie wurden früher und neuerdings wieder mit den Ophiocephalidae und Anabantidae als „Labyrinthfische" (*Labyrinthici*) zusammengefaßt. Es hat schon WINTERSTEIN in dies. Handb., p. 150 ff. eine kurze Uebersicht über diese Art der Luftatmung der Fische gegeben. Der Mechanismus der Ventilation dieser „Labyrinthe" ist bisher ungenügend bekannt. GRIGORIAN (74) bemerkt hinsichtlich der Ophiocephaliden (deren Labyrinthapparat verhältnismäßig sehr klein ist, wobei aber die Taschenwand als der eigentliche Atemapparat fungieren soll), daß der Hyomandibularfortsatz und der Labyrinthapparat die Durchlüftung regulieren. SCHACHMAGONOW (162) hat über die Ventilation von *Betta pugnax* folgende Vorstellung entwickelt: der zweiteiligen, bis zur Schwanzflosse reichenden Schwimmblase liegen dorsal und außen zwei breite Labyrinthtaschen an; durch die Kontraktion der Schwanzmuskeln wird die hintere Leibeshälfte verengt und dadurch die Luft aus der hinteren in die vordere Schwimmblasenabteilung gedrängt, was wiederum zur Entleerung der Labyrinthtaschen nach außen führt. Zieht sich die Ringmuskulatur der vorderen Schwimmblasenabteilung zusammen, so dringt der Luftinhalt derselben nach hinten und die atmosphärische Luft wird in die Labyrinthtaschen eingesaugt. Das Einschrumpfen der Taschenwandungen bei Entleerung der vorderen Blasenhälfte sollen die Muskeln der Labyrinthtasche verhindern. Bei dem Lufteinschlucken werden die Labyrinthplatten samt dem Hyoidapparat emporgehoben; dagegen werden sie gesenkt bei der Kiemenatmung und beim Nahrungsschlucken; die Labyrinthplatte soll die Oeffnung in die Labyrinthtaschen öffnen und schließen.

HENNINGERS (82) Arbeit können wir folgende Bemerkungen, welche für den Mechanismus der Ventilation von Bedeutung sind, entnehmen. Zur Aufnahme des Labyrinthapparates zeigt der Schädel beiderseits eine geräumige Knochenkapsel. Der Eingang zur Labyrinthhöhle ist verschließbar, indem ein Auswuchs des 1. Kiemen-

bogens (= des Mutterbodens des Labyrinthes) jederseits in einen halbmondförmigen Ausschnitt des Mundhöhlendaches hineinpaßt: bei geöffnetem Munde ist der Zugang zur Labyrinthhöhle frei. Außerdem kommen an zwei Stellen der Labyrinthtasche Gewebsverdickungen vor, denen zwei Gruben vor und hinter dem Labyrinthstamm entsprechen, so daß der letztere bei geschlossenen Kiemendeckeln den Raum zwischen den beiden Einrichtungen gerade ausfüllt; auch für die Schließung zwischen den ersten und zweiten hinteren Kiemenbogendritteln ist gesorgt. — Die hintere Taschenhälfte soll sich durch kräftigere Muskulatur vor der vorderen auszeichnen. Ueber die aus quergestreiften Fasern gebildete Muskelscheibe bei *Betta pugnax* (insbesondere in der hinteren Hälfte) s. auch bei Rauther (142).

Bei dem seitlich stark komprimierten Körper der *Trichogaster* dehnt sich die Labyrinthtasche weit nach hinten, so daß der Schädel in seinem Bau keine Anpassung an dieselbe aufweist; das Labyrinth setzt sich aus vier Blättern zusammen. Beim *Macropodus* ist die Tasche im Vergleiche mit dem aus drei Blättern bestehenden Labyrinth mächtig entwickelt (s. oben); behufs eines dichten Abschlusses derselben nach außen ist der Labyrinthstamm durch ein seiner äußeren Seite aufgelagertes schwammiges Gewebe verdickt; auch an der Tasche findet sich an ihrem äußeren ventralen Rande in der Höhe der ersten Kieme eine Verdickung, der eine grubenförmige Einsenkung am 1. Kiemenbogen entspricht. Mehr noch als bei *Trichogaster* (und *Anabas*) soll bei *Macropodus* (besonders die hintere Partie) die Labyrinthtasche kontraktionsfähig sein.

Ueber die Beobachtung der Fische in der Natur sowie über Days (48), Dobsons (52) und Meyers (122) Versuche wurde schon von Winterstein referiert. Wir beschränken uns auf einige Angaben, welche besonders den Atemmechanismus betreffen und hauptsächlich unseren Beobachtungen entstammen.

Die Mundöffnung des Osphromeniden (z. B. *Macropodus*) ist zweckmäßig etwas dorsal angebracht und so geformt, daß sie schon bei ganz leiser Annäherung zur Wasseroberfläche Luft aufzunehmen imstande ist; man könnte sagen, daß diese Fische bei ihrer Luftventilation die Oberfläche gleichsam „küssen“. Demgegenüber ist das Verhalten der Anabantiden, besonders aber der Ophiocephaliden bei der Luftatmung ungestüm; mit rascher Lokomotion erheben sie sich zur Oberfläche, die Ophiocephaliden reißen gleichsam die Luft herab; dies steht im Zusammenhange mit dem völlig abweichenden Baue ihres Kopfes und der Mundspalte, zugleich auch mit dem ganzen dorsoventral abgeplatteten Körperbaue (die Osphromeniden sind lateral abgeplattet, die Ophiocephaliden sind mehr torpedoartig gebaut). Manchmal sieht man schon während der Annäherung des Fisches (bei den Osphromeniden) an die Oberfläche, daß eine Luftblase der Mundöffnung entströmt; es wird wohl die abgenutzte Luftmenge schon zur Entleerung vorbereitet, so daß sie bei Eröffnung des Mundes gleich entweicht. Es läßt sich nicht sagen, ob der Luftvorrat immer ganz oder teilweise erneuert wird. Man könnte darüber sowie über den ganzen Ventilationsmechanismus vielleicht vermittelst der Röntgendurchstrahlung Auskunft gewinnen, wie einige von meinen Versuchen zeigen. — Nach der Luftaufnahme, wenn der Osphromenide wieder herabsteigt, werden

zuweilen bei den ersten Kiemendeckelbewegungen ganz kleine Luftbläschen aus der Mundöffnung entleert, wohl Reste der unvollständig zum Labyrinthorgan transportierten Luftmenge. Bei hastigen, sehr schnell hintereinander durchgeführten Luftaufnahmen (nach Sauerstoffmangel) kann auch durch die Kiemendeckelspalten etwas Luft ausgepreßt werden. Es ist möglich, daß die unter normalen Verhältnissen nur periodisch gut zu beobachtenden Kiemendeckeloscillationen zugleich auch der Bewegung (Verschiebung, Durchmischung) der Luft im Labyrinthapparate dienen.

Ueber die Beziehungen des Kiemenatemrhythmus zur Sauerstoffversorgung des Blutes durch die Labyrinthapparate, welche bei diesen Fischen wichtiger sind, als die Kiemenorgane, wurde schon im allg. Teile berichtet; Babák und Dědek (16) haben eben die Labyrinthfische, die auf natürlichem Wege ihr Blut nicht bloß durch die Kiemen mit Sauerstoff versorgen, zur Entscheidung der Frage über die Atemregulation der Fische herangezogen. Auch Henninger hat eine Reihe von Beobachtungen an Labyrinthfischen ausgeführt (s. auch bei Winterstein), von denen wir hier nur einiges, was die verschiedenen Arten betrifft, erwähnen wollen.

Bei *Trichogaster* werden unter denselben Verhältnissen, unter denen *Macropodus* beobachtet wurde, nach Henninger weit seltenere Luftaufnahmen verzeichnet; der Autor denkt an ein geringeres Sauerstoffbedürfnis oder an eine ausgiebigere Kiemenatmung oder funktionell höherstehende Luftatmung dieses Fisches; wahrscheinlich handelt es sich (nach meinen Erfahrungen) mehr um die ungemeine Scheuheit der Tiere, welche Henninger auch erwähnt. Die Verstärkung und Vermehrung der Kiemenatmungen vor, sowie Verminderung und Verlangsamung nach der Luftventilation ist hier sehr auffällig. — *Anabas*, unbemerkt beobachtet, wies bei 18° einen „Aufstieg“ in 18 Minuten auf, bei Beobachtung ohne Vorsichtsmaßregeln erst nach 1 Stunde.

Henningers Versuche mit Verhinderung der Luftatmung (durch ein Netz) stehen in Uebereinstimmung mit den meinigen, nur daß er sie weiter führte: *Macropodus* ging nach 7 Stunden 42 Minuten zugrunde, *Trichogaster* nach $4^1/_2$ Tagen, *Anabas* nach 1 Stunde 50 Minuten. Bemerkenswert ist, daß *Trichogaster* nach anfänglicher Erstickungsunruhe in einer gewissen Betäubung durch angestrengte Kiemenatmung (bis 67 gegen normal 28—33 in 1 Minute) sein Leben ganze Tage ohne Luftatmung fristen kann, aber endlich doch erliegt. Die Füllung der Labyrinthhöhle mit Wasser in hermetisch verschlossenem Gefäße soll hauptsächlich durch partielle Entleerung der Luft bei angestrengten Kiemendeckelbewegungen und kräftiges Wasserschlucken zustande kommen.

Außerhalb des Wassers in trockener Luft (s. ältere Beobachter bei Winterstein) blieb ein Makropode fast 6, *Trichogaster* 6 Stunden am Leben, wobei sie, besonders anfangs, sehr ausgiebig den Labyrinthapparat ventilieren; auf feuchter Unterlage in feuchter Atmosphäre blieben sie sogar $1^1/_2$ Tag, bzw. 9 Stunden ohne Wasser am Leben (in beiderlei Versuchen ging der Kontrollfisch *Alburnus* in $^1/_2$ Stunde zugrunde). In ausgekochtem Wasser fand der Autor dieselben Verhältnisse wie ich: die Luftatmung allein reicht vollkommen zur Befriedigung des Sauerstoffbedürfnisses aus; sie wird allerdings frequenter, um die verhinderte Kiemenatmung zu ersetzen (unter denselben Verhältnissen verendete *Alburnus* nach 50 Minuten, während

Phoxinus bei wiederholtem Luftschnappen 3 Stunden aushielt). (In einer Flasche mit engem Hals verblieben zwei Makropoden und ein *Anabas* 14 Tage ohne irgendwelche Störung, obwohl die Wasseroberfläche ganz gering war.) Sonst aber sind die Labyrinthfische sauerstoffbedürftiger als z. B. *Alburnus* oder *Phoxinus*, denn nach Ausschaltung der Labyrinth- sowohl als der Kiemenatmung verendete der Makropode in 27, *Trichogaster* in 44 Minuten, dagegen *Alburnus* nach 57 Minuten, *Phoxinus* erst nach 1 Stunde 40 Minuten. — Ueber die Fähigkeit der Labyrinthfische, lange Zeit außerhalb des Wassers zu verweilen und Landwanderungen auszuführen, berichtet neuerdings Regan (144).

Endlich hat Henninger einige Temperaturversuche ausgeführt, von denen uns besonders folgende Ergebnisse interessieren: bei 10° C erfolgt die Labyrinthapparatventilation einmal in 18 Minuten, bei 14,6° C in 7 Minuten, 20° C in 2,5 Minuten, 25,5° C in 1,5 Minuten, 30° C in 40 Sekunden, 32° C in 29 Sekunden (wobei der Sauerstoffgehalt des Wassers bei 30° C nur um die Hälfte kleiner war als bei 14° C).

Mit der Entwicklung des Luftatmungsapparates ist also eine hochgradige Unabhängigkeit der Labyrinthfische vom Sauerstoffgehalte der Gewässer entstanden; es läßt sich schwer sagen, ob das höhere Sauerstoffbedürfnis der Labyrinthfische Folge der leicht durchführbaren Sauerstoffversorgung aus der Atmosphäre ist, oder ob umgekehrt ihre Luftatmungsorgane durch das ursprünglich höhere Sauerstoffbedürfnis ihrer labyrinthlosen Vorfahren zur Ausbildung gelangt sind.

Es läßt sich annehmen, daß es gelingen wird, durch experimentelle Anordnungen sicherzustellen, inwieweit die Labyrinthorgane als typische sekundäre Anpassungen durch äußere Bedingungen modifizierbar sind. Die Makropodenbrut macht verhältnismäßig spät von der Luftatmung Gebrauch, und auch dann läßt es sich nachweisen, daß sich die letztere erst allmählich ausbildet. Babák (13) gibt an, daß bei etwa 24° C erst etwa 3 Wochen nach dem Ausschlüpfen aus der Eihülle die erste Luftatmung auftritt; schon vorher läßt sich aber ein „instinktives" Aufhalten der Fischchen in den oberflächlichen Wasserschichten bemerken. Am ersten Tage der Labyrinthatmung zählt man 1—2 Ventilationen in 1 Minute, wobei noch die Kiemenatembewegungen ihre übliche Frequenz beibehalten; die Kiemenatemfrequenz sinkt erst am 2. oder 3. Tage deutlicher ab, Hand in Hand mit der häufigeren Luftatmung (bis zu 4—5mal in 1 Minute) und wohl auch mit der ausgiebigeren Tätigkeit der Labyrinthorgane; bald sieht man nur die Hälfte der ursprünglichen Kiemenatemfrequenz.

Babák hat auch schon die Anpassung der Labyrinthorgane einer Prüfung unterworfen. Durch das Halten der Makropodenbrut in sauerstoffarmem Wasser konnte die Entwicklung der Luftatmung beschleunigt werden; eine eingehende Bearbeitung des Problems muß aber erst unternommen werden.

Was die Beziehung der Atemfläche der Labyrinthorgane zur Körpermasse der Fische betrifft, so hat schon Day angegeben, daß die Anzahl und Größe der Labyrinthplatten mit dem Wachstum des Tieres zunimmt. Dieselbe Beobachtung hat Günther bei *Anabas* gemacht; Henninger hat zwar nur größere Exemplare untersucht,

doch führt er an, daß zuerst nur 3 Platten des Labyrinthes vollständig entwickelt sind, daß aber große Tiere sehr komplizierte Organe aufweisen, indem neue Lamellen durch einfache bis mehrfache Umkrempelungen der ursprünglichen entstehen: auf diese Weise kommt das 5-blättrige Labyrinth eines 9,5 cm, das 8-blättrige eines 14 cm großen Exemplares zustande. Bei Besichtigung der Abbildungen HENNINGERS fällt uns auf, daß aber doch die Körpermasse sicher weit stärker anwächst, als die Atemfläche des Luftatmungsorgans. Dies findet seinen physiologischen Ausdruck darin, daß nach BABÁK (13) der wachsende Makropode seine Labyrinthorgane allmählich immer öfter durchlüftet, um durch rasche Zufuhr immer frischer Luft die Unzulänglichkeit der Atemfläche zu ersetzen (bei Tieren von 1,5, 2,5, 4,0 cm Länge verhielten sich die Frequenzzahlen der Ventilationen wie 7 : 8 : 10).

Daß die Labyrinthfische im Gegensatze zu den meisten Fischen nahe der Wasseroberfläche schlafen, führe ich als eine interessante, ökologisch allerdings selbstverständliche Tatsache an. Auch während des Schlafes erfolgt, allerdings seltener als im wachen Zustande, die Ventilation der Labyrinthe (s. das Verhalten der Cetaceen bei den Säugetieren).

Gobiidae.

Ueber die Hautatmung des Schwanzes von *Periophthalmus* s. schon WINTERSTEIN in dies. Handb., p. 142; s. auch MARTENS (116). Die Fische bewegen sich auch ganz außerhalb des Wassers auf dem feuchten Sande insbesondere mit Hilfe ihrer kräftigen Brustflossen fort, mit kurzen, sprunghaften Sätzen, um Jagd auf kleinere Krebstiere, Insekten und Nacktschnecken zu machen. Sie erklettern auch die Luftwurzeln der Mangrovebäume, die meterhoch und höher aus dem Wasser herausragen und bleiben hier stundenlang sitzen; beunruhigt bohren sie sich blitzschnell in den Sand ein, verschwinden in Krabbenlöchern oder suchen mit großen Sprüngen das Wasser auf. Die Angaben von HICKSON (s. BRIDGE, 35) und HADDON (78), daß die Schwanzflosse des Tieres einen lebhaften Gaswechsel verrichtet, sowie, daß das Tier, auch wenn es außerhalb des Wassers verbleibt, mit Vorliebe seinen Schwanz im Wasser hält, lassen sich nicht verwerten, um eine ausreichende Erklärung für die Atemtätigkeit dieses amphibischen Fisches zu geben; mit Recht bemerkt RAUTHER (143), daß es unwahrscheinlich ist, daß ein Tier, dem atmosphärische Luft zur Verfügung steht, trachten sollte, seinen Sauerstoffbedarf aus dem Wasser, das doch der Atmung ungünstigere Bedingungen bietet, zu decken. RAUTHER hat außerdem keine Atemanpassungen in der Schwanzflosse feststellen können. Dafür aber hebt er hervor, daß bei dem Fische gewisse Hautbezirke eine Luftatmung besorgen werden: auf der Stirn- und Oberseite des Kopfes, auf den Kiemendeckeln usw. finden sich gewisse, schon äußerlich durch dunkle Färbung bemerkbare Hautfelder, die auch bei dem im Wasser sich aufhaltenden Fische über die Oberfläche erhoben zu werden pflegen, mit vaskularisiertem Atmungsepithel ausgestattet. Außerdem kommt bei *Periophthalmus* eine lebhaft an *Ophiocephalus* erinnernde, wenngleich viel flachere Ausweitung der Rachenhöhle vor: doch nicht nur diese, sondern auch die Innenfläche und die Siebfortsätze der Kiemenbogen, sowie auch der Boden und das Dach der gesamten

Mundhöhle, ja auch die sehr geräumige Kiemenhöhle, deren Oberfläche noch dazu (besonders durch zahlreiche Längsfalten auf der Innenfläche des Kiemendeckels) vergrößert ist, ist mit vaskularisiertem Epithel ausgestattet. Endlich scheint auch der dünnhäutige Nasensack für respiratorische Leistungen geeignet zu sein. — Demgemäß besteht hier höchstwahrscheinlich eine ausgiebige Haut- und Schleimhautatmung in der Luft, und man braucht nicht zu der Annahme zu greifen (Cuvier et Valenciennes, neuerdings Haempel, 79a), daß die unter den festgeschlossenen Kiemendeckeln angehäufte Wassermenge die Kiemenatmung ermöglicht. Arnold (3), der eine ausführliche sehr anmutige Beschreibung der Lebensäußerungen dieses interessanten Fisches im Aquarium verfaßt hatte, gibt an, daß das Tier sich in tieferem Wasser nie länger als eine halbe Stunde aufhält.

Boleophthalmus pectinirostris, welcher im Wasser oft bis auf die Augen im Bodenschlamm verkrochen zu sein pflegt, hält sich, wenn er Gelegenheit hat, ans Land zu gehen, mehr hier auf als im Wasser. *B. boddaerti* kann („infolge seiner engen Kiemenöffnungen“) vollständig amphibisch leben und hält sich in der Natur den größten Teil des Tages außerhalb des Wassers auf, auf sumpfigem, schlammigem Boden, um beunruhigt in großen Sprüngen dem Wasser zuzueilen oder sich in den Schlamm einzugraben (Reuter). Nach Schreitmüller (166) sitzt er gewöhnlich in den Aquarien auf den schwimmenden Korkplatten usw. oder in dem Landteil der Gefäße. Im Wasser gehalten nimmt er alle 5—10 Minuten Luft auf, indem er entweder rasch nach oben stößt und die verbrauchte Luft in erbsengroßen Blasen aus dem Maule entleert, oder er klettert vermittelst seiner haftorganähnlichen Bauchflosse, welche muschelartig geformt ist und durch Andrücken an einen flachen Gegenstand hermetisch und luftdicht anschließt, bis zur Oberfläche des Wassers; nimmt er in dieser Stellung Luft ein, so erweitert er seine Kiemendeckel und seinen „Kehlsack“ bis aufs äußerste, so daß diese Körperteile die doppelte Breite ihrer normalen Größe erreichen. Nachdem er sich in dieser Weise mit frischer Luft versehen hat, sollen der Kehlsack und die Kiemendeckel in ihre normale Form zurückgehen, und das Tier läßt sich zu Boden fallen. Nicht beunruhigt und sich unbeobachtet glaubend hält er sich aber, wenigstens mit den Augen und dem Maul oder auch dem ganzen Kopf, stundenlang außerhalb des Wassers auf, bis es ihm einfällt an das Land zu klettern, um sich zu sonnen oder Nahrung zu suchen. Der Autor berichtet auch, daß diese Fische im Handel in mit Blech ausgeschlagenen Kisten versandt werden, in denen sich nur nasser Schlick befindet (also wie Amphibien) und daß sie bei einer solchen Verpackung wochenlange Reisen und Transporte gefahrlos überstehen.

Mit Gewalt im tiefen Wasser gehalten sollen diese Fische nach Day (48) sogar eingehen. Es kann aber gelingen durch allmähliche systematische Gewöhnung aus *Boleophthalmus* einen „Wasser“-Fisch zu machen; es treten dann (Schreitmüller, 167) zugleich bemerkenswerte Aenderungen der Färbung und Flossenbildung sowie der Bewegungen usw. auf, wobei der Fisch dann nur hier und da nach Luft schnappt.

Von *Evorthodus breviceps* gibt Arnold (6) an, daß er insbesondere nachts im Aquarium an den Strand geht, wobei die Atembewegungen eingestellt und die Kiemenöffnungen geschlossen werden sollen. Im Wasser soll der Fisch immer eine

große Luftblase in der Mundhöhle halten. (Bemerkenswert wäre auch der eigentümliche Schutzreflex, der darin bestehen soll, daß alles Ungenießbare durch die Kiemenöffnungen ausgestoßen wird!)

Gobiesocidae

sollen nach BOULENGER (35) sehr lange außerhalb des Wassers aushalten.

i) Opisthomi.

Mastacembelidae.

Die indische *Rhynchobdella aculeata* hält sich im Schlamm auf; ohne Zutritt zur Wasseroberfläche soll sie zugrunde gehen (BOULENGER, 33). DOBSON (52) berichtet ausdrücklich über das Luftschnappen von *Mastacembelus* und *Rhynchobdella*.

k) Pediculati.

Antennariidae.

Der Tiefseefisch *Chaunax* soll sein Abdomen auftreiben wie *Tetrodon* (BOULENGER, 33).

l) Plectognathi.

Sclerodermi. Gymnodontes.

Nach BROWNE GOODE (s. BOULENGER, 33) sollen die breiten Brustflossen der gepanzerten, am Grunde der seichten tropischen Gewässer lebenden Fische hauptsächlich die Bedeutung haben, einen kontinuierlichen Respirationsstrom durch die Kiemen zu unterhalten, da angeblich die Kiemenatembewegungen bei der Enge und Unnachgiebigkeit der Kiemenspalten unausgiebig wären. „When taken from the water one of these fishes will live 2—3 hours, all the time solemnly fanning its gills and when restored to its native element seems none the worse for its experience except that on account of the air absorbed it cannot at once sink to the bottom.“

Durch Vergleichung des Körperbaues und der Lebensverhältnisse der Kugelfische und ihrer nahen Verwandten ist THILO (184) zu der folgenden Ansicht über die Entstehung der Luftsäcke bei den Fischen gelangt. Die feste Stützung des Stachelträgers von *Triacanthus* bewirkte eine Rückbildung der Rippen, indem der Bauchstachelträger nach unten die Bauchhöhle abschließt und seitlich jederseits ein starker breiter Hautknochen das obere Ende des Schultergürtels mit dem Bauchstachelträger vereinigt. Diese Stützung findet man bei *Monacanthus* gelöst, da die Bauchstacheln sich zurückgebildet haben: der Stachelträger löste sich vom Schultergürtel, wurde aus der Bauchhöhle verschoben und schließlich zu gänzlichem Schwund gebracht (bei *Monacanthus trossulus* und *Tetrodon*). Hierdurch wurden die starren Wände der Bauchhöhle gelöst und es entstand eine sehr dehnbare Bauchhöhle, welche den Fisch befähigte größere Mengen von Luft in den Magen aufzunehmen. Die Fähigkeit wurde um so schneller entwickelt, als der *Monacanthus* enge Felsspalten bewohnt, in denen die Wassermengen gering sind, ja oft zur Zeit der Ebbe gänzlich versiegen. Der Fisch füllt seinen Magen mit Luft und versorgt vom Magen aus das in der Kiemenhöhle befindliche Wasser mit Sauerstoff. Seine Kiemen können also selbst dann noch Sauerstoff aus dem Wasser atmen, wenn er fast ganz auf dem Trocknen liegt.

Nach KLUNZINGER sind die Balistiden Klippfische; verfolgt ziehen sie sich in enge Felsspalten zurück, aus denen sie schwer hervorzuziehen sind, da sie sich

mit dem Rückenstachel gegen die Decke der Spalten stützen; das Schwimmen ist in sehr engen Spalten kaum möglich, der Fisch kann sich nur mit Hilfe seines stacheligen Schwanzes, mit dem Rücken- und Bauchstachel vorwärts und rückwärts schieben. Dabei wird die Bauchhöhle bald erweitert, bald verengert und so ein Hohlraum geschaffen, in dem Luft ein- und austreten kann. Durch die Bildung des Luftsackes aber wurde dem Kugelfische der Aufenthalt in engen Felsspalten erschwert und derselbe gezwungen, das offene Wasser aufzusuchen.

THILO beschreibt die verschiedenen Arten der Magenerweiterung bei den verschiedenen Plectognathen: während z. B. *Triacanthus* einen kurzen vom Schlund bis zum After überall fast ganz gleich breiten Darm besitzt, zeichnet sich *Monacanthus* durch mächtige Aussackung des hinteren Magenabschnittes aus, dabei liegt der Pförtner an der vorderen Magenwand, wodurch bei der Luftfüllung der Darm abgeknickt und so der Austritt von Luft erschwert wird. Doch die weitere Aussackung des Magens nach hinten stößt auf Hindernisse (besonders die stark entwickelte Schwimmblase); bei *Tetrodon*, wo der Bauchstachelträger gänzlich fehlt, wird die schon bei *Monacanthus trossulus* vorkommende vordere Aussackung so stark, daß der Pförtner nach hinten gedrängt wird (der Austritt der Luft in den Darm wird durch eine ringförmige Klappe am Pförtner verhindert); der Rücktritt der Luft in die Kiemenhöhle wird durch ringförmige Muskeln reguliert, womit die Erfahrung in Uebereinstimmung steht, daß KLUNZINGER während seines vieljährigen Aufenthaltes am Roten Meere nie einen toten *Tetrodon* in aufgeblasenem Zustande fand. Die kräftig entwickelten Muskeln des Kiefergerüstes deuten darauf hin, daß viel Kraft zur Füllung des Bauchsackes erforderlich ist; KLUNZINGER hat oft gesehen, wie *Tetrodon* seinen Luftsack in etwa 1 Minute füllt, was eine sehr kurze Zeitdauer ist, wenn man im Auge behält, daß nach THILO bei einem 8 cm langen *T. hispidus* der gefüllte Magen etwa 100 ccm Raum enthält, die Kiemenhöhle dagegen nur 3 ccm; demnach müßten mindestens 33 Druckbewegungen der Kiemenhöhle ausgeführt werden, um den Luftsack in 1 Minute mit Luft zu füllen; der ganze Rumpf ist sonst nur etwa 30 ccm groß. In der zweiten Publikation erwähnt THILO SMITHs Beobachtung, daß sich ein Kugelfisch schon in 15 Sekunden bis zur Härte aufblähen kann (*Tetrodon maculat.*). Nach THILO hört man bei der Füllung ein an das Klappen eines Pumpenventiles erinnerndes Geräusch; er glaubt, daß die rasche Vergrößerung des Umfanges wenigstens zum Teil durch Aufsaugung zustande kommt (in ähnlicher Weise wie bei den Säugetieren), indem die breiten dicken Muskeln jederseits den Bauchknochen sozusagen wie einen Regenschirm aufklappen und so einen großen Hohlraum erzeugen; die Entleerung des Luftsackes wird wohl hauptsächlich durch hintere Bauchknochenmuskeln bewirkt. Dabei kann die Erscheinung zustande kommen, welche MÖBIUS beschrieben hat, daß bei plötzlicher Luftentleerung nur der hintere Abschnitt zusammensinkt, während die Seiten des Kopfes gleichsam als „Backentaschen" erhalten bleiben.

Während die Bauchstachelträger, welche keine Bedeutung für die Erweiterung der Bauchhöhle besitzen, allmählich zurückgebildet wurden (wohl zuerst durch die knochenlösende Druckwirkung), haben sich die Knochen, welche beim Aufnehmen der Luft benutzt werden — die Kiemenhautstrahlen und die Bauchmuskelknochen — mächtig entwickelt. Als weitere Anpassungen sind nach THILO anzuführen: die Beweglichkeit des proximalen Wirbelsäulenabschnittes, welcher sich zu einer Art von „Katzenbuckel" krümmen und so der Kugelform des Luftsackes anpassen kann, die Spaltung ihrer Dornfortsätze, in deren Rinne ein paariger Muskel (welcher zum Ausgleich dieses Katzenbuckels dient) zu liegen kommt, und endlich die kreisbogenförmige Krümmung der Bauchstachelträger (*Monacanthus*) und Bauchknochen (*Tetrodon*).

Die Luftfüllung von *Tetrodon* erfolgt leicht, wenn man den Fisch aus dem Wasser nimmt oder gar noch leicht am Bauche kitzelt (s. z. B. SCHÄME, 163:

WOLTERSTORFF, 201); sie erreicht zuweilen einen solchen Grad, daß die Haut bis zu ihrer äußersten Spannung ausgedehnt ist und die Stacheln nach allen Seiten abstehen; in diesem aufgeblasenen Zustande schwimmt der Fisch mit dem Bauch nach oben an der Wasseroberfläche; die Luftfüllung erfolgt unter quäkenden Tönen. Dabei sollen nach SCHÄME die Atembewegungen eingestellt werden, die Kiemendeckelöffnungen sind fest geschlossen, „sogar die Brustflossen sind in dieselben eingezogen und sozusagen zum Verschluß mit verwendet"; das Maul ist weit geöffnet und läßt die vier schnabelartig angeordneten scharfkantigen hellbraunen Zähne deutlich erkennen; in dieser Stellung kann er in feuchter Luft stundenlang verharren. „Glaubt sich der Fisch sicher", so läßt er mit zischendem Geräusch den Luftvorrat entweichen und verschwindet nach unten (STANSCH, 178). REUTER (150) schreibt, daß *Tetrodon cutcutia* aufgebläht mehrere Stunden außerhalb des Wassers verweilen kann, wobei er etwa alle 40 Minuten die eingepumpte Luft wechselt. — Im Wasser kann er sich mit Wasser aufpumpen und dasselbe einem Feinde entgegenspritzen (als Abschreckungsmittel); nach SCHÄME sollen die in Streit geratenen Tiere viel Wasser verschlucken und so kugelrund „aufgeblasen" nun aufeinander losgehen.

Wie ersichtlich, kann die Luft- oder Wasserblähung verschiedene Bedeutung besitzen; da die Fische jetzt in den Aquarien bis zur Fortpflanzung gebracht worden sind, wird es gelingen, die Bedeutung und den Mechanismus der ganzen Vorrichtung eingehend zu beleuchten.

REUTER berichtet über den Zuchterfolg STÖSSELS: das Männchen bedeckt die am Stein angehefteten Eier wie brütend und versorgt sie durch Flossenfächeln und, indem es Wasser aufnimmt und dann über die Eier bläst, mit frischem Sauerstoff, bis das letzte Ei nach 6—10 Tagen ausgeschlüpft ist; s. auch schon bei SCHÄME.

Nach BUGNION (40a) soll sich zugleich mit der Lufttasche auch die Schwimmblase füllen. — ROSÉN (153a) hält dafür, daß der Luftsack ursprünglich als Luftreservoir fungierte, wozu bei den Diodontiden und Tetrodontiden auch noch die Schutzbedeutung hinzugekommen ist; eine direkte Atemtätigkeit erfolgt hier nicht; die Füllung geschieht durch Schluckbewegungen und das Entweichen der Luft wird durch Sphinctere verhindert; die Erschlaffung derselben (und wenigstens bei Diodontiden und Tetrodontiden die Kontraktion der zentralen Körpermuskeln) führt zur Entleerung.

Die Molidae, welche den vorhergehenden Fischen nahe verwandt sind, entbehren der Aufblähungsfähigkeit (BOULENGER, 33).

Literatur.

Fische.

1. ***Allis, E. P. jr.***, *The premaxillary and maxillary bones and the maxillary and mandibular breathing valves of Polypterus bichir. Anat. Anz., Bd. 18 (1900), p. 257.*
2. ***Antipa, G.***, *Die Biologie des Donaudeltas und des Inundationsgebietes der unteren Donau, Jena 1911.*
3. ***Arnold, J. P.***, *Der Schlammspringer (Periophthalmus Koelreuteri) und seine Haltung im Aquarium. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 5 (1908), p. 1, 15, 25.*
4. — *Xenomystus nigri. Ebenda, Bd. 6 (1909), p. 662.*
5. — *Xenocara dolichoptera Kner. Ebenda, Bd. 9 (1912), p. 193.*
6. — *Evorthodus breviceps Gill. Ebenda, Bd. 9 (1912), p. 685.*
7. — *Gymnallabes typus Gthr. Ebenda, p. 705.*
8. — *Corydoras undulatus Rgn. Ebenda, p. 778.*
9. — *Polycentropsis abbreviata Blgr. und seine Zucht im Zimmeraquarium. Ebenda, Bd. 5 (1908), p. 104; Bd. 9 (1912), p. 798.*

10. **Babák, E.**, *Zur Frage über das Zustandekommen der Atembewegungen bei Fischen. Nach den in Gemeinschaft mit B. Dědek durchgeführten Versuchen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907), p. 5.*
11. — *Vergleichende Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitidinen und Betrachtung über die Phylogenese derselben. Nach den in Gemeinschaft mit B. Dědek durchgeführten Versuchen. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907), p. 697.*
12. — *Ueber die provisorischen Atemmechanismen der Fischembryonen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 25 (1911), p. 5.*
13. — *Zur Atmung der Fischembryonen und Jungfische. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 23 (1912), p. 134.*
14. — *Die Synchronie des Atem- und Herzrhythmus bei den Fischembryonen und der Einfluß der Temperatur. Unter Mitwirkung von cand. med. J. Hepner. Folia Neurobiol., Bd. 6 (1912), p. 367.*
15. — *Ueber die Tätigkeit der Atemzentren bei den Fischen. Internat. Revue f. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd 6 (1913).*
16. — *und* **Dědek, B.**, *Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süßwasserfischen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 119 (1907), p. 483.*
17. **Baglioni, S.**, *Ueber das Sauerstoffbedürfnis des Zentralnervensystems bei Seetieren. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 415.*
18. — *Zur Analyse der Reflexfunktionen, Wiesbaden 1907.*
19. — *Der Atmungsmechanismus der Fische. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Atemrhythmus. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1907), p. 177.*
20. — *Il nesso tra le condizioni esterne e la forma e la funzione di alcuni organi nei pesci. Nota I. Meccanica respiratoria. Monit. Zool. Ital., Vol. 19 (1908), p. 180.*
21. — *Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Wirbeltiere. Ergeb. d. Physiol., Bd. 9 (1910), p. 90.*
21a. **Bashford, Dean**, *On the larval development of Amia calva. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 9 (1897), p. 642.*
21b. — *On the dogfish (Amia calva), its habits and breading. The fourth Ann. Rep. of the Commiss. of Fisheries, Game and Forests of the State New York 1898 (zit. nach Wiedersheim).*
21c. — *Note on the living specimen of the Australian lungfish Ceratodus forsteri in the Zool. Society's Collection. Proc. of the gener. Meetings for scient. Business of the Zool. Soc. of London, 1906, p. 168 (Neap. Jahrb.).*
22. **Baur, G.**, *Ueber Lepidosiren paradoxa. Zool. Jahrb., Bd. 2 (1887), p. 575.*
23. **Bennett, F. W.**, *On a communication between the air-bladder and the cloaca in the herring. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 14 (1879), p. 405.*
23a. **Bergmann, C.**, *und* **Leuckart, R.**, *Vergleichende Anatomie und Physiologie, Stuttgart 1852, p. 238.*
24. **Bert, P.**, *Recherches sur la respiration des poissons. Compt. rend. Soc. Biol., (5) T. 1 (1869), p. 330.*
25. — *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*
26. **Bethe, A.**, *Ueber die Erhaltung des Gleichgewichtes. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894), p. 576.*
27. — *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903, p. 393.*
28. — *Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß des Sauerstoffs auf die Reflexerregbarkeit. Festschr. f. J. Rosenthal, 1906, p. 231.*
29. **Bjeloussow, N.**, *Mouvements respiratoires chez les poissons. Trav. de la Soc. Nat. à l'Univ. de Kharkow, T. 35 (1900), p. 1. (Russ.). Zool. Ctbl., Bd. 9 (1902); s. auch Kuljabko (106).*
30. **Boehme, R.**, *Ueber den Luftatmungsapparat eines sumatranischen Welses. Mitteil. d. Naturf. Ges. in Bern a. d. Jahre 1904, Sitz.-ber. 6. Feb. 1904, VI.*
31. **Borcea, J.**, *Observations sur la musculature branchiostégale des Téléostéens. Ann. Sc. de l'Univ. de Jassy, T. 4 (1907). (Nach Baglioni, 19.)*
32. **Boulenger, G. A.**, *On the presence of a superbranchial organ in the cyprinoid fish Hypophthalmichthys. Ann. and Mag. of Nat. Hist., 7, Vol. 8 (1901), p. 186.*
33. — *The syst. account of Teleostei. The Cambridge Nat. Hist., Vol. 7 (1904).*
34. **Braun, M.**, *Mitteilungen über den Nestbau der Stichlinge. III. Nestbau und Brutpflege des dreistacheligen Stichlings. Blätter f. Aquarien- und Terrarienfreunde, Bd. 1 (1890), p. 59.*
35. **Bridge, T. W.**, *Fishes (excl. of the syst. account of Teleostei). Cambridge Nat. Hist., Vol. 7 (1904).*
36. **Brüning, C.**, *Beitrag zur Kenntnis von Macrones vittatus. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 15 (1904), p. 42.*
37. **Brünings, W.**, *Zur Physiologie des Kreislaufes der Fische. Inaug.-Diss. Erlangen, 1899. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 75 (1899), p. 599*

38. **Budgett, J. S.,** *Note on the spiracles of Polypterus. Proc. of the Zool. Soc. London, Vol. 16 (1901), p. 115; 1903, p. 10. (Ref. Arch. f. Naturgesch., Bd 72, 2, p. 1.) S. auch Proc. Cambr. Phil. Soc., Vol. 10 (1900), p. 236 (nach Bridge, 35).*
39. — *Observations on the Polypterus and Protopterus. The Work of John Samuel Budgett Cambr., p. 197. (Neap. Jahrb.)*
40. — *On the breading-habits of some West-African Fishes. Trans. of the Zool. Soc. London, Vol. 16 (1903), p. 115.*
40a. **Bugnion, E.,** *Le poisson-ballon de Ceylon. Blow-fish, globe-fish. Tétraodon ou Tétrodon. Arch. Sc. phys. nat., T. 32 (1911), p. 72.*
41. **Calugareanu, D.,** *Die Darmatmung von Cobitis fossilis. II. Mitteil. Ueber den Gaswechsel. Pflügers Arch., Bd. 120 (1907), p. 437.*
42. **Clemens, P.,** *Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 5 (1895).*
43. **Cohn, F.,** *Tetrodon spec., seine Pflege und Zucht. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 23 (1912), p. 582.*
44. **Couvreur, E.,** *Sur le mécanisme respiratoire de la torpille. Compt. rend. Soc. Biol., T. 54 (1902), p. 1252.*
45. **Cuvier, G.,** et **Valenciennes, A.,** *Histoire naturelle des poissons, Paris 1828—1840.*
46. **Dahlgren, U.,** *The maxillary and mandibular breathing valves of teleost fishes. Rep. fr. Zool. Bull., Vol. 2 (1898), p. 117. (Neap. Jahrb.)*
47. **Darbishire, A. D.,** *On the direction of the aqueous current in the spiracle of the dogfish; together with some observations on the respiratory mechanism in other Elasmobranch fishes. Journ. Linn. Soc. Zool. London, Vol. 30 (1907), p. 86.*
48. **Day, F.,** *Observations on some freshwater fishes of India. Proc. Zool. Soc. London, 1868.*
49. — *The fishes of India, London 1878.*
50. **Deganello, U.,** *Gli ordegni nervosi periferici del ritmo respiratorio nei pesci teleostei. Ricerche anatomiche e sperimentali. Rendic. d. R. Acc. dei Lincei, Vol. 16 (1907), p. 279.*
51. — *Die peripherischen nervösen Apparate des Atemrhythmus bei Knochenfischen. Eine anatomische und experimentelle Untersuchung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 123 (1908), p. 40.*
52. **Dobson, G. S.,** *Note on the respiration of some species of Indian freshwater fishes. Proc. Zool. Soc. London, 1874.*
53. **Droescher, W.,** *Beiträge zur Kenntnis der histologischen Struktur der Kiemen der Plagiostomen. Arch. f. Naturgesch., Bd. 48.*
54. **Dubois, R.,** *Contribution à l'étude du mécanisme respiratoire des dipnoiques et de leur passage de la torpeur estivale à la vie active. Ann. Soc. Lin. Lyon, T. 39 (1892).*
55. **Du Bois-Reymond, R.,** *Ueber quergestreifte Darmmuskulatur insbesondere der Schleie. Inaug.-Diss. Berlin, 1889.*
56. **Ducceschi, V.,** *Una legge del movimento animale. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 2 (1903), p. 492.*
57. **Duméril, C.,** *Mémoire pour ouvrir à l'histoire de la respiration des poissons. Magazin encycl. Paris, T. 4 (1807), p. 45.*
58. **Duncan, C.,** und **Hoppe-Seyler, F.,** *Beiträge zur Kenntnis der Respiration der Fische. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 17 (1893), p. 167.*
59. **Duverney,** *Mémoire sur la circulation du sang des poissons qui ont des ouïes et sur leur respiration. Mém. de l'Acad. des Sc. Paris, 1701, p. 226.*
60. **Duvernoy,** *Du mécanisme de la respiration dans les poissons. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 2 T. 12 (1839), p. 65.*
61. **Flourens,** *Mémoires d'anatomie et de physiologie comparée. 3. Mém. Expériences sur le mécanisme de la respiration des poissons, Paris 1844.*
62. **Foà, C.,** *Ricerche sul respiro periodico. Archivio di Fisiol., Vol. 9 (1911), p. 408.*
63. **Fraenkel, F.,** *Der Schlaf der Fische. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 20 (1909), p. 608.*
64. **François-Franck, Ch. A.,** *Études expérimentales de mécanisme respiratoire. I. Analyse graphique des mouvements respiratoires des poissons téléostéens. Compt. rend. Soc. Biol., T. 60 (1906), p. 399.*
65. — *Note complémentaire sur les mouvements actifs de la membrane limitante operculaire des poissons téléostéens. Ebenda, p. 838.*
66. — *Mécanisme respiratoire des poissons. II. Fonctionnement de la membrane limitante operculaire; son rôle dans la respiration régulière et dans les mouvements respiratoires redoublés chez les poissons téléostéens. Ebenda, p. 861.*

67. ***François-Franck, Ch. A.***, *Idem. I. Technique des explorations graphiques. Ebenda, p. 962.*
68. — *Idem. II. Technique des prises de vues photo- et chronophotographiques dans l'étude de la mécanique respiratoire des poissons téléostéens. Ebenda, p. 965.*
69. — *Chronophotographie d'un jet de liquide coloré montrant le trajet du courant de l'eau à travers la chambre respiratoire des animaux aquatiques. Ebenda, T. 62 (1907), p. 449.*
70. ***Fürbringer, P.***, *Ueber die mit dem Visceralskelett verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 23 u. 30.*
71. ***Giglioli, H. H.***, *Lepidosiren paradoxa. Nature, Vol. 35 (1887).*
72. ***Göldi, E. A.***, *Vorkommen und Lebensweise des Lurchfisches Lepidosiren paradoxa. Trans. Zool. Soc. London, Vol. 14 (1898), p. 413.*
73. ***Gréhant* et *Picard***, *De l'asphyxie et de la cause des mouvements respiratoires chez les poissons. Compt. rend. Acad. Sc., T. 76 (1873), p. 646.*
74. ***Grigorian, C.***, *Beitrag zur Kenntnis der Luftatmungsorgane der Labyrinthici und der Ophiocephaliden. Zool. Anz., Bd. 23 (1900); s. auch Zool. Ctbl., Bd. 9 (1901).*
75. ***Günther, A. C. L.***, *An introduction to the study of fishes, Edinburgh 1880.*
76. — *Handbuch der Ichthyologie, Wien 1886.*
77. — *Description of Ceratodus, a genus of Ganoid fishes recently discovered in rivers of Queensland Austr. Philos. Transact. of the Roy. Soc., Vol. 16 (1871).*
78. ***Haddon, A. C.***, *Caudal respiration in Periophthalmus. Nature, Vol. 39 (1889), p. 285.*
79. ***Haempel, O.***, *Einiges zur Anatomie und Physiologie der Schwimmblase bei Aal und den Renken. Zool. Anz., Bd. 34 (1909), p. 382.*
79a. — *Fische in Hilzheimers Handbuch der Biologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1912.*
80. ***Harrington, N. R.***, *Respiration and breeding habits of Polypterus. Science, N. S. Vol. 9 (1899), Bibl.*
81. ***Hemmeter, J. C.***, *Methodik der gleichzeitigen Registrierung des Atem- und Herzrhythmus bei Selachiern. Ztschr. f. biol. Techn., Bd. 2 (1911), p. 236.*
82. ***Henninger, G.***, *Die Luftatmungsorgane bei Labyrinthfischen. Zool. Jahr.-ber., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 25 (1908), p. 251.*
83. ***Holmquist, O.***, *Der Musculus protractor hyoidei (geniohyoideus ant.) und der Senkungsmechanismus des Unterkiefers bei den Knochenfischen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Atembewegungen. Fysiogr. Sällsk. Handlingar Lund, Bd. 21 (1910), p. 1. Ref. Ctbl. f. allg. u. exper. Biol., Bd. 2 (1911), p. 231.*
83a. ***Home, F.***, *Referat über die Stufenfolge der Atmungswerkzeuge der Fische in Meck. Deutsch. Arch. f. Physiol., Bd. 2 (1816), p. 599.*
84. ***Hyde, J. H.***, *Localization of the respiratory centre in the skate. The Amer. Journ. of Physiol., Vol. 10 (1904), p. 236.*
85. — *A study of the respiratory and cardiac activities and blood pressure in the skate following intravenous injections of salt solutions. The Kansas Univ. Sc. Bull., Vol. 5 (1909), p. 29.*
86. ***Ishihara, M.***, *Bemerkungen über die Atmung der Fische. Ctbl. f. Physiol., Bd. 20 (1906), p. 157.*
87. ***Jacobs***, *Ueber die Schwimmblase der Fische. Diss. Tübingen, 1898.*
88. ***Jäger, A.***, *Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 94 (1903), p. 65.*
89. — *Die Physiologie der Schwimmblase der Fische. Biol. Ctbl., Bd. 24 (1904), p. 129.*
90. ***Jobert***, *Recherches pour servir à l'histoire de la respiration chez les poissons. Ann. Sc. nat., 6, Zool., T. 5 (1877).*
91. — *Recherches anatomique et physiologique pour servir à l'histoire de la respiration chez les poissons. Ebenda, 7. Zool. T. 7 (1878).*
92. ***Jürgens, W.***, *Phractolaemus ansorgii Boul. Blätter f. Aquarien- und Terrarienkunde, Bd. 21 (1910), p. 131.*
93. — *Ueber die Larven von Hyperopisus bebe Lac. Ebenda, p. 163.*
94. — *Der Flösselaal, Calamichthys calabaricus Smith. Ebenda, Bd. 17 (1906), p. 415.*
95. ***Keer, J. A.***, *The external features in the development of Lepidosiren paradoxa. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 192 (1900), p. 299.*
95a. ***Kittler, O.***, *Ueber die Zucht von Pyrrhulina filamentosa. Woch. f. Aquar. u. Terr., Bd. 4 (1907), p. 544.*
96. ***Kolff, W. M.***, *Sur la physiologie du coeur des poissons téléostéens. Arch. Ital. de Biol., T. 48 (1907), p. 337.*
97. — *Untersuchungen über die Herztätigkeit bei Teleostiern. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 122 (1908), p. 78.*

98. **Köhler, W.**, *Phractolaemus ansorgii. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 17 (1906), p. 404.*

99. — *Notiz in Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 18 (1907), p. 318.*

99a. — *Acanthopsis spec. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 1 (1904), p. 155.*

100. **König, J.**, und **Hünnenmeier, B.**, *Ueber den niedrigsten für das Leben der Fische notwendigen Sauerstoffgehalt des Wassers. Ztschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel, Bd. 4 (1901), p. 385.*

101. **Krauss**, *Ueber einen lebendigen Lungenfisch (Lepidosiren annectens). Jahreshefte d. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemb., Bd. 20 (1864).*

102. **Krüger, B.**, *Weitere Mitteilungen zur Kenntnis der Schlafstellungen bei Süßwasserfischen. Biol. Ctbl., Bd. 33 (1913), p. 14.*

103. **Kuiper, T.**, *Sul meccanismo respiratorio dei pesci ossei. Rendic. della R. Acc. dei Lincei, Vol. 15 (1906), p. 385.*

104. — *Sur le mécanisme respiratoire des poissons osseux. Arch. Ital. de Biol., T. 45 (1906), p. 393.*

105. — *Untersuchungen über die Atmung der Teleostier. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 117 (1907), p. 1.*

106. **Kuljabko, A.**, *Quelques expériences sur la survie prolongée de la tête isolée des poissons. Arch. internat. de Physiol., T. 4 (1907), p. 437.*

107. **Kupzis, J.**, *Ueber den niedrigsten für das Leben der Fische notwendigen Sauerstoffgehalt des Wassers. Ztschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel, Bd. 4 (1901), p. 631.*

108. **Lachmann, H.**, *Protopterus annectens. Zool. Garten, Bd. 32 (1891).*

109. **Lavanden, L.**, *Recherches sur la physiologie du poisson-chat (Amiurus nebulosus). Compt. rend. Soc. Biol., T. 57 (1905), 1, p. 256.*

110. **Liebig, Th.**, *Aufzucht und Metamorphose des Callichthys punctatus (Corydoras). Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 9 (1912), p. 507.*

111. **Lombroso, U.**, *Ueber einige besondere Regulationsvorgänge der Atembewegungen bei Knochenfischen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 119 (1907), p. 1.*

112. — *Sull' origine dei movimenti respiratorii dei pesci. L'importanza dell' ambiente fisico. Rendic. della R. Acc. dei Lincei, Vol. 17 (1908), p. 867.*

113. — *Ueber den Ursprung der Atembewegungen der Fische. Die Bedeutung des physikalischen Mediums. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 125 (1908), p. 163.*

114. **Mark, E. L.**, *Studies on Lepidosteus. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, 1890 (zit. nach Wiedersheim).*

115. **Marré, E.**, *Pyrrhulina filamentosa, der Spritzsalmler. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 22 (1911), p. 237.*

116. **v. Martens, E.**, *Einige Bemerkungen über die Bewegungsweise der Fische aus der Gattung Periophthalmus. Sitz.-ber. d. Ges. d. Nat.-Freunde Berlin, 1881, p. 160.*

117. **Maurer, F.**, *Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 14 (1888).*

118. **Mazza, F.**, *Sulle branchie supplementari di alcuni Ciprinodonti. Atti Congr. Nat. Ital., 1906. (Nach Neap. Jahr.-ber., 1907.)*

119. **Mac Donnel, R.**, *Notiz über Lepidosiren paradoxa. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 10 (1860), p. 409.*

120. **Meerwarth, H.**, *Ueber einen lebenden Lepidosiren. Zool. Garten, Bd. 38 (1897).*

121. **Meissen, K.**, *Fremdländische Zierfische. Einiges über Schützenfische. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienfreunde, Bd. 6 (1895), p. 136.*

122. **Meyer, P. E.**, *Die Kiemenhöhle und das Kiemengerüst bei den Labyrinthfischen. Inaug.-Diss. Bern, 1905.*

123. **Milne-Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris, T. 2 (1857).*

124. **Mitchell, E. G.**, *Oral breathing valves of Teleosts, their modification and relation to the shape of the mouth. The Amer. Natur., Vol. 38 (1904), p. 153.*

125. **M'Kendrick**, *On the respiratory movements of fishes. Journ. of Anat. and Physiol. norm. and pathol., Vol. 14 (1879), p. 460.*

126. **Müller, J.**, *Beobachtungen über die Schwimmblasen der Fische, mit Bezug auf einige neue Fischgattungen. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1842.*

127. **Noé, J.**, *Variations avec l'habitat de la résistance des poissons à l'asphyxie dans l'air. Compt. rend. Soc. Biol., 1893, p. 1049.*

128. **O'Connor, D.**, *Note on the habits of living Ceratodus. Proc. Zool. Soc. London, 1898, p. 492.*

128a. **Olt, A.**, *Lebensweise und Entwicklung des Bitterlings. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 55 (1893), p. 544.*

129. **Osborne, W. A.,** and **Muntz, E.,** *The action of carbon dioxide on the respiration of the gold-fish. Bioch. Journ., Vol. 1, p. 377.*
130. **Parker, G. H.,** *Influence of the eyes, ears and other allied sense organs on the movements of the dogfish Mustelus canis (Mitch.). Bull. of the Bur. of Fisheries, Vol. 29 (1910), p. 45.*
131. **Parker, W. N.,** *Preliminary note on the anatomy and physiology of Protopterus annectens. Nature, Vol. 39 (1888), p. 19.*
132. — *Zur Anatomie und Physiologie von Protopterus annectens. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 4 (1889), p. 83.*
133. — *On the african mud-fish (Protopterus annecteus). Rep. and Transact. Cardiff Nat. Soc., Vol. 20 (1889). S. auch Proc. Roy. Soc. London, Vol. 49 (1891), p. 549.*
134. **Paton, Stewart,** *The reactions of the vertebrate embryo to stimulation and the associated changes in the nervous system. Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel, Bd. 18 (1906—8), p. 535.*
135. **Polimanti, O.,** *Ueber die Asphyxie der Fische an der Luft und ihre postmortale Herz- und Muskelerregbarkeit. I. Abhandl. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1911, p. 287.*
136. — *Einfluß niedriger Temperaturen auf die Pigmentierung und Atmung von Apogon rex mullorum CBp. Ctbl. f. Physiol., Bd. 25 (1912), p. 1209.*
137. — *Ueber den Beginn der Atmung bei den Embryonen von Scyllium (catulus Cuv., camicula L.). Ztschr. f. Biol., Bd. 57 (1912), p. 237.*
138. **Provençal** et **Humboldt,** *Recherches sur la respiration des poissons. Mém. de Phys. et de Chim. de la Soc. d'Arcueil, T. 2 (1809)*
139. **Rachow, A.,** *Corydoras macropterus n. sp. (Regan) und Stegophilus maculatus Steind. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 24 (1913), p. 98.*
140. **Ramsay, E. P.,** *On the habits of living Ceratodi in captivity. Proc. Zool. Soc. London, 1876, p. 698.*
141. **Rand, H. W.,** *The functions of the spiracle in the skate. Am. Nat. Boston, Vol. 41 (1907), p. 287. (Ref. in Arch. f. Naturgesch., Bd. 74 u. Neap. Jahrb.)*
142. **Rauther, M.,** *Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. Ergeb. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 2 (1910), p. 517.*
143. — *Beiträge zur Kenntnis der Panzerwelse. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 31 (1911), p. 497.*
144. **Regan, C. T.,** *The asiatic fishes of the family Anabantidae. Proc. Zool. Soc. London. Vol. 1909 (1910), p. 767.*
145. **Reinhart, H.,** *Vom Schlaf der Fische. Wochenschr. f. Aquarien- und Terrarienkunde, Bd. 9 (1912), p. 80.*
146. **Remak, R.,** *Bemerkungen über die äußeren Atemmuskeln der Fische. Müllers Arch., 1843, p. 190.*
147. **Reuss, H.,** *Die Wirkung der Kohlensäure auf die Atmung der niederen Wirbeltiere, insbesondere der Fische. 1. Abhandl. Ergebnisse der Versuche an der Regenbogenforelle. Ztschr. f. Biol., Bd. 53 (1911), p. 555.*
148. **Reuter, F.,** *Die Atmung der Fische. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 20 (1909), p. 605.*
149. — *Dormitator maculatus (Bloch). Ebenda, Bd. 22 (1911), p. 605.*
150. — *Die fremdländischen Zierfische, Stuttgart 1912.*
151. **Richet, Ch.,** *Asphyxie. Dictionnaire de Physiologie, T. 1 (1895), p. 746.*
152. **Riess, J. A.,** *Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 47 (1881), Bd. 1, 3, p. 518.*
152a. **Roaf, H. E.,** *Contributions to the physiology of marine organisms. II. The influence of the carbon dioxide and oxygen tensions on rhythmical movements. Journ. of Physiol., Vol. 43 (1912), p. 449.*
153. **Romeis, B.,** *Zur Frage der Schlafstellungen der Fische. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911), p. 183.*
153a. **Rosén, N.,** *Studies on the Plectognaths. 2. The air-sac, with notes on other parts of the intestines. Arkiv för Zool., Bd. 7 (1912), p. 1. Ref. Ctbl. f. Zool. u. exper. Biol., Bd. 1 (1912), p. 977.*
154. **Ryder, J. A.,** *The vascular respiratory mechanism of the fins of the viviparous Embiotocidae. Philad. Acad. N. Sc. Proc., 1893.*
155. **van Rynberk, G.,** *Di alcuni speciali fenomeni motori e d'inibizione nel pescecane (Scyllium). Arch. di Farm. sperim. e Sc. affini, Vol. 4 (1905).*
156. — *Sur quelques phénomènes spéciaux de mouvement et d'inhibition chez le requin (Scyllium). Arch. Ital. de Biol., Vol. 43 (1905), p. 8.*
157. — *Ricerche sulla respirazione dei pesci. Rend. R. Acc. d. Lincei, 1905.*

158. **van Rynberk, G.**, *Sul riflesso orbicolare delle palpebre nel pescecane (Scyllium). Ebenda, Vol. 15 (1906), p. 53.*
159. — *Recherches sur la respiration des poissons. Arch. Ital. de Biol., Vol. 45 (1906), p. 195.*
160. — *Die vermeintliche Bedeutung des Wassers als spezifischer Atemreiz bei Fischen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 24 (1911), p. 1162. — Dasselbe in Folia Neurobiol., Bd. 5 (1911), p. 247.*
161. **Sagemehl, M.**, *Die akzessorischen Branchialorgane von Citharinus. Morph. Jahrb., Bd. 12 (1887), p. 307.*
162. **Schachmagonow, Th.**, *Ein eigentümlicher Luftatmungsapparat bei Betta pugnax. Zool. Anz., Bd. 23 (1900).*
163. **Schäme, P.**, *Tetrodon cutcutia, Kugelfisch. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 4 (1907), p. 533.*
164. **Schönlein, K.** et **Willem, V.**, *Observations sur la circulation du sang chez quelques poissons. Bull. Sc. Fr. Belg., T. 26 (1895).*
165. — *Beobachtungen über Blutkreislauf und Respiration bei einigen Fischen. Ztschr. f. Biol., Bd. 32 (1895), p. 590.*
166. **Schreitmüller, W.**, *Boleophthalmus pectinirostris. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 7 (1910), p. 301.*
167. — *Neues über Boleophthalmus pectinirostris. Ebenda, Bd. 8 (1911), p. 30.*
168. — *Eigenartiges Benehmen bei Rivulus (Poeyi, ocellatus, elegans var. santensis. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 23 (1912), p. 303.*
169. **Schulze, F. E.**, *Ueber die Lebensweise von Protopterus annectens. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1889.*
170. **Semon, R.**, *Weitere Beiträge zur Physiologie der Dipnoerflosse auf Grund neuer von Mr. Arthur Thomson an gefangenen Exemplaren von Ceratodus angestellten Beobachtungen. Zool. Anz., Bd. 22 (1899), p. 296.*
171. — *Verbreitung, Lebensverhältnisse und Fortpflanzung des Ceratodus Forsteri. Denkschrift der Med.-naturwiss. Ges. zu Jena. Zool. Forschungsr. in Australien u. d. malay. Archip. 1891—93, Bd. 1, Ceratodus.*
172. — *Beobachtungen über den australischen Lungenfisch im Freileben und in der Gefangenschaft. Blätter f. Aquarien- und Terrarienkunde, Bd. 19 (1908), p. 245.*
173. **Spencer, W. B.**, *Note on the habits of Ceratodus Forsteri. Proc. Roy. Soc. Vict., (2), Vol. 4 (1892), p. 81.*
174. — *On the habits of Ceratodus. Nature, Vol. 45 (1892).*
175. **Spengel, J. W.**, *Ueber Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere (Festschr. Weismann). Zool. Jahrb., Suppl., Bd. 7 (1904), p. 727.*
176. **Stannius, H.**, *Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere, Berlin 1854.*
177. **Stansch, K.**, *Pyrrhulina filamentosa. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 9 (1912), p. 225.*
178. — *Kugelfische. Ebenda, Bd. 10 (1913), p. 101.*
179. **Steiner, J.**, *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. II. Abt. Fische, Braunschweig 1888, p. 31.*
180. **Stricker, M.**, *Metynnis unimaculatus. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 5 (1908), p. 411.*
181. — *Pyrrhulina filamentosa. Ebenda, p. 440.*
182. **Stuhlmann, F.**, *Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter (Zoarces viviparus Cuv.). Abhandl. a. d. Geb. d. Naturwiss., herausg. vom Naturwiss. Verein in Hamburg, Bd. 10 (1887), p. 48.*
183. **Thesen, J.**, *Études sur la biologie du coeur des poissons osseux. Arch. de Zool. expér. et gén., Sér. 13, T. 4 (1896), p. 101.*
184. **Thilo, O.**, *Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen. Anat. Anz., Bd. 16 (1899), p. 73.*
185. — *Die Entstehung der Schwimmblasen. (Vorl. Mitteil.) Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903), p. 528.*
186. **v. Uexküll, J.**, *Leitfaden für das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere, 1902, p. 87.*
187. **Umlauff, H.**, *Der Molchfisch (Protopterus annectens). Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 6 (1895), p. 185.*
188. **Vaillant, L.**, *Sur les habits terricoles d'un siluroïde africain (Clarias). Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1895.*
189. **de Varigny, H.**, *Sur le rhythme respiratoire de quelques poissons. Compt. rend. Soc. Biol., T. 44 (1892), p. 886.*
190. **Vetter, B.**, *Untersuchungen zu der vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 12 (1878), p. 431.*

191. **Volz, W.**, *Der Zirkulations- und Respirationsapparat von Monopterus javanensis Lac. Zool. Jahr.-ber., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 23 (1906), p. 163.*
192. **Vulpian, A.**, *Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux, Paris 1866.*
193. **Weltner, W.**, *Der afrikanische Molch- oder Schlammfisch, Protopterus annectens Ow. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienfreunde, Bd. 7 (1896), p. 220.*
194. **Werner, F.**, *Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbsch. Treitl unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. F. Werners nach dem ägyptischen Sudan und Nord-Uganda. V. Beiträge zur Kenntnis der Fischfauna des Nils. Sitz.-ber. d. W. Akad. d. Wiss., math. Kl., Bd. 115 (1906), p. 1097.*
195. — *Ueber die Schlafstellungen der Fische. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911), p. 41.*
196. **Westerlund, A.**, *Studien über die Atembewegungen der Karausche mit besonderer Rücksicht auf den verschiedenen Gasgehalt des Atemwassers. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 18 (1906), p. 261.*
197. **Wiedersheim, R.**, *Zur Biologie von Protopterus. Anat. Anz., Bd. 2 (1887), p. 707.*
198. — *Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Festschr. zum 70. Geburtst. Weismanns, Zool. Jahrb., Suppl., Bd. 7 (1904), p. 1.*
199. **Wilder, B. G.**, *Notes on the North American Ganoids, Amia, Lepidosteus, Acipenser and Polyodon. Proc. Am. Assoc. Adv. Sc., Salem 1876 (zit. nach Wiedersheim).*
200. **Winterstein, H.**, *Beiträge zur Kenntnis der Fischatmung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 125 (1908), p. 73.*
201. **Wolterstorff, W.**, *Zur Kenntnis des Tetrodon cutcutia (Kugelfisch). Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 5 (1908), p. 202, 215.*
202. — *Aus dem Tagebuch unseres Kugelfisches (Tetrodon cutcutia Ham. Buch.). Blätter f. Aquarien- u. Terrarienfreunde, Bd. 20 (1909), p. 421.*
203. **Zander, E.**, *Das Kiemenfilter der Teleosteer. Eine morphologisch-physiologische Studie. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 84 (1906), p. 619.*

XV. Amphibien.

Allgemeiner Teil.

Unter den Amphibien spielt die Hautatmung sowohl bei den wasserlebenden als auch bei den landlebenden Formen eine bedeutende Rolle (s. Winterstein in diesem Teile des Handbuches, p. 191 ff). Als spezielle Atemflächen sind bei den wasserlebenden Formen entweder nur im larvalen Stadium oder zeitlebens die verschiedenartig ausgebildeten (äußeren) Kiemen tätig. Die Luftatmung verrichten gewöhnlich schon in frühen Entwicklungsstadien und auch bei dauernd wasserlebenden Formen die ebenfalls sehr verschiedenartig entwickelten (vielfach eher als hydrostatische Einrichtungen dienenden, s. insbesondere Camerano, 47) Lungen und teilweise auch die Schleimhaut der Mund- und Pharynxhöhle (eventuell auch des Schlundes).

Die Atembewegungen, welche das Atemmedium über den Atemflächen erneuern, zeigen bei den Amphibien eine große Verschiedenheit, je nachdem es sich um Wasser- oder Luftwechsel handelt, und auch ihre Regulation weist bemerkenswerte Verschiedenheiten auf; diese Mannigfaltigkeit wird nicht nur bei Vergleichung der einzelnen Amphibienabteilungen, sondern auch ontogenetisch angetroffen. Da bei den Amphibien ein Uebergang vom Wasserleben zum Luftleben und wieder zurück (vielleicht sogar wiederholt) sich ereignet hat, müssen wir von ökologischem Standpunkte dem Verhalten des Atmungsgeschäftes bei dieser Klasse eine hohe Bedeutung zuerkennen, auch in Hinsicht auf die Reptilien und homoiothermen Wirbeltiere.

Methoden der Untersuchung.

Die graphische Registrierung an erwachsenen Fröschen hat P. BERT (28, 29) angewendet, indem er dem Frosche ein Gummisäckchen bis zu den Augen überstülpte und mit einem MAREYschen Registriertambour verband. Eine bessere Methode hat BURDON-SANDERSON (45) verwendet, indem er eine Kanüle in einem Nasenloch oder in einer Lunge befestigte. MARTIN (129) hat, ähnlich wie WEDENSKY (195), LANGENDORFF (115), SHERRINGTON (176), COUVREUR (63), SOPRANA (185) und NIKOLAIDES (144) Hebelvorrichtungen an die Flanken- oder Kehlhaut appliziert. ARONSON (3) hat eine Kanüle in die Trachee, P. BERT (28), KNOLL (110), COUVREUR (63) und GRAHAM-BROWN (90) in die Lunge eingebunden (der letztere hat diese Methode vervollkommnet, indem er durch ein Vorgelege das Verstopfen des Röhrchens mit Blut verhinderte, COUVREUR hat außerdem die Druckschwankungen in der Mundpharynxhöhle aufgezeichnet, „en perforant avec un trocart le plancher buccal").

FRANÇOIS-FRANCK (78) findet neuerdings, wie es scheint, mit vollem Recht, daß die Erforschung des Atemmechanismus beim Frosche am schwierigsten unter allen Tieren ist und schildert seine komplizierten Vorrichtungen, mit denen er die verschiedenen Phasen im Verlaufe des „Lungenatemzuges" (besonders auch in betreff der zeitlichen Verhältnisse) studiert hat: graphische Registrierung der Flanken- und Kehlbewegungen (mit feinen „palpeurs" mit Lufttransmission, sowie voluminometrische Methode mit plethysmographartiger Vorrichtung, bei der der Frosch bis zum Schultergürtel in einem mit einer Gummimembran verschlossenen Gefäße sich befindet), graphische Registrierung der Druckänderungen in der Mundhöhle durch das eine Trommelloch, chronophotographische Aufnahme der Nasenlöcherbewegungen (und zugleich der Kehlbewegungen).

MOCHI (140) hat ebenfalls eine spezielle plethysmographische Methode ersonnen, welche zugleich die Wirkungen der Gase bei der Inspiration oder von der Körperhaut aus studieren läßt. — Die speziellen Versuchs- oder Beobachtungseinrichtungen zur Erforschung der einzelnen Tätigkeiten der komplizierten Einrichtungen, z. B. während der Lungenatmung des Frosches, müssen in den betreffenden Abschnitten nachgesehen werden.

Es gibt aber eine Reihe von Fragen, bei denen von allen künstlichen Versuchsanstellungen, sofern dieselben insbesondere reflektorisch das Versuchstier beeinflussen können, möglichst Abstand genommen werden muß (BABÁK, 12); man ist da auf die einfache Inspektion angewiesen, die allerdings bei längeren Beobachtungen große Anstrengung von seiten des Experimentators erfordert, insbesondere wenn alle Bewegungserscheinungen genau vermerkt werden müssen. Die Erfolge sind aber unter solchen natürlichen Bedingungen oft überraschend, wie besonders aus den Abschnitten über die reflektorische Beeinflussung der Atemtätigkeit und über die Wirkung des Sauerstoffgehaltes des Blutes zu ersehen ist.

An den Froschlarven haben BATAILLON (23, 24) und insbesondere BABÁK (9) graphische Registrierungen der Atembewegungen ausgeführt.

Bei den wasserlebenden Tieren kann man den Atemstrom vermittels gefärbter Flüssigkeiten oder suspendierter Tuschpartikel usw. verfolgen.

Erneuerung des Atemmediums an den Kiemenflächen.

An der atmenden Hautoberfläche wird das Atemmedium bei den Embryonen vermittels Flimmertätigkeit erneut (s. weiter), sonst wohl nur bei Lokomotion; in dieser Hinsicht haben BABÁK und KÜHNOVÁ (19) bei jungen *Amblystoma*-Larven, welche noch keine Atembewegungen aufweisen, im Sauerstoffmangel frequentere Lokomotionsbewegungen verzeichnet. — Bei den frühen, auf einer Körperseite

ruhenden Entwicklungsstadien sieht man oft ein Emporheben des Kopfes mit den Kiemenanlagen (s. auch Bohn, 37).

An den Kiemenflächen der larvalen Stadien wird der Wechsel des äußeren Mediums durch Cilien besorgt, welche einen kontinuierlichen Strom vom basalen Ende der Kiemen zur Peripherie hin erhalten: nach Mayer (135) ist die Bewimperung der Kiemen bei *Salamandra*-Larven weit dichter bis sogar kontinuierlich bis zur Metamorphose, während sonst am Körper früh flimmerlose Bezirke zu sehen sind; weiter wird auch der Ausstoßung von Wasser durch die Schlundspalten mitunter eine gewisse Bedeutung zugesprochen werden müssen (Clemens, 53). Weiter legt man auf rhythmische Erschütterungen der Kiemen durch den Pulsschlag Gewicht (Clemens, s. weiter bei den Embryonen), auf Lokomotionsbewegungen (und Wasserströmungen, s. daselbst), endlich auf selbständige Kiemenbewegungen. Clemens ist allerdings der Ansicht, daß die letzteren nur nebenbei, besonders bei Lokomotion, auftreten.

Die stäbchenförmigen unverzweigten Kiemen von *Hylodes, Pipa, Dactylethra*, sowie die verzweigten Kiemen von *Rana, Bufo, Cystignathus* und wohl der meisten Anuren, sowie der Derotremen und Cäciliiden sollen keine eigenen Muskeln aufweisen, während die meisten übrigen Amphibien mit solchen ausgestattet sind. Auch bei der Froschlarve werden die äußeren Kiemen im Beginne des Losschwimmens bewegt, allerdings nur mittels der Muskeln der Visceralbogen, indem sie an den Körper fest angelegt werden. Nach Rusconi wird außerdem durch Kontraktion des sich an die Kiemen anlegenden Kiemendeckels eine gewisse Bewegung derselben hervorgebracht. Die zuletzt erwähnten Bewegungsmodi dienen aber nur nebenbei der Erneuerung des äußeren Mediums. Bei den *Triton*-Larven im Kiemenkörper vorkommende Muskeln (von denen keine Fortsätze in die Kiemenfäden gesandt werden) hat Clemens untersucht (nach Cuvier werden die 3 Kiemenbüschel durch ebenso viele Muskelpaare bewegt, die sich oberhalb und unterhalb an der konvexen Seite der Kiemenbögen befestigen, während nach Fischer die Levatores branchiarum dem jeweils folgenden Kiemenbogen entspringen); nebst dem Vagus versorgt wahrscheinlich auch der Glossopharyngeus dieselben.

Die Kiemenschwingungen der *Amblystoma*-Larven haben Babák und Kühnová (19) zuerst nur am Beginne der schnellen Schwimmlokomotionen wahrgenommen, aber allmählich auch als selbständige, mehr oder minder regelmäßige Atembewegungen (über deren Verknüpfung mit den Mundboden- oder Kehlatembewegungen s. im nächsten Abschnitte). In sauerstoffarmem Wasser wurden diese Kiemenatembewegungen nicht vermehrt (öfters sogar seltener).

Aehnliche Schwingungen der äußeren Kiemen kommen auch bei *Triton-*, *Salamandra-* und anderen Larven vor. Wilder (205) erwähnt sie z. B. für Larven von *Desmognathus fusca*, und zwar 1—2 nach Beendigung einer heftigen Schwimmlokomotion. Unter den Perennibranchiaten hat sie Babák (15) insbesondere bei *Necturus maculatus* (*Menobranchus lateralis*) als zuweilen sehr regelmäßigen, lange Zeit hindurch ununterbrochenen Atemrhythmus bei sonstiger vollkommener Ruhe des Tieres hochausgebildet beschrieben. Die mächtig entwickelten, bei gefüllten Gefäßen mit lebhaft roten großen Atemblättchen ausgestatteten Kiemen werden dabei hoch aufgerichtet und frei im Wasser flottierend getragen, aber bei

der leisesten Störung (durch Erschütterung, Lichtänderung usw.), zuweilen auch anscheinend aus inneren Ursachen, „welk“ dem Körper angelegt und oft erst nach längerer Zeit wieder expandiert; ihre Kontraktionsfähigkeit ist so merkwürdig, daß wir derselben eine spezielle Untersuchung zu widmen beabsichtigen, insbesondere auch in Hinsicht auf die äußeren Einflüsse. Bei GADOW (79), der von einer zeitweise erfolgenden Kontraktion dieser Kiemen spricht, wird über den erwähnten auffälligen Schwingungsrhythmus derselben nichts berichtet. BABÁK gibt an, daß z. B. 60—80 Bewegungen in 1 Minute auftreten, vor der Luftaufnahme in die Lungen sich allmählich vermehren, bei Unruhe unregelmäßiger und seltener werden; nach der Luftaufnahme wird die Oszillation der Kiemen gewöhnlich vermindert oder auf einige Zeit eingestellt, wobei die Organe kontrahiert dem Körper angedrückt werden. Ueber die Regulation dieser Atembewegungen wird noch weiter unten berichtet.

Auch die zarten, aber bei Sauerstoffmangel mächtig auswachsenden und vielfach sich verästelnden äußeren Kiemen der Anuren (*Rana fusca*, BABÁK, 8) vollführen (nicht regelmäßige) schwingende Bewegungen.

Es muß auch denjenigen Atembewegungen des Bodens der Mund- und Pharynxhöhle, durch welche bei den Perennibranchiaten und Larvenformen das Atemwasser distalwärts nach außen befördert wird, zugleich eine Rolle bei der Erneuerung des äußeren Mediums an den äußeren Kiemen zuerkannt werden, worüber der folgende Abschnitt nachzulesen ist.

Bei den Anurenlarven wird, sofern ihnen eigens entwickelte „innere“ Kiemen zukommen, der Wechsel des Atemwassers sogar auf eine äußerlich an den Kiemenatemmechanismus der Fische erinnernde Weise bewirkt (s. den weiteren Abschnitt).

Aber auch ohne rhythmische Kiemenbewegungen wird schon durch das möglichst weite Abheben der Kiemenorgane vom Körper und voneinander und durch ihr Ausspreizen der Gaswechsel an ihren Atemflächen gefördert. Dies ist auch an den kleinen äußeren Kiemen der Anurenlarven zu beobachten, z. B. bei *Rana esculenta*, wo man insbesondere in sauerstoffarmem Wasser die äußeren Kiemen erst auf diese Weise leicht zu Gesicht bekommt, während sie sonst kaum merklich sind. Bei *Salamandra-*, *Triton-* und anderen Larven ist dieser Zustand noch auffälliger; die *Amblystoma*-Larven tragen die Kiemenbüschel, wenn diese gut entwickelt sind, ganz auffallend aufgerichtet „zur Schau“ (aber nachdem die Kiemenblättchen — aus unbekannten inneren Gründen — verkümmerten, bleiben die Kiementräger gewöhnlich der Körperoberfläche genähert). Daß die Häufigkeit ihres Rhythmus mit ihrem Ausbildungsgrade in Beziehung steht, siehe im Abschnitte über die Kiemenatemzentren.

Außerdem kommen noch Abwehrbewegungen der Kiemen bei äußeren Reizen vor, die in dichtem Anziehen an die Körperoberfläche bestehen, welchem Umstande zuzuschreiben ist, daß in der Natur Tiere mit beschädigten Kiemen kaum vorkommen.

Die im Dienste der Wasseratmung stehenden Bewegungen des Bodens der Mund- und Pharynxhöhle („Kehlbewegungen“).

Bei den meisten Wasserformen der Amphibien, sowohl larvalen als auch neotenischen und perennibranchiaten, kommen mehr oder

minder ausgebildete Atembewegungen vor, die das Atemwasser distalwärts transportieren: durch die Senkung des Bodens der Mund-Pharynxhöhle wird (bei hinten verschlossenen Kiemenlöchern) durch den Mund oder die Nasengänge oder beide Wege zugleich das Wasser von außen eingesogen und durch die Erhebung desselben (bei mehr oder minder verschlossenen vorderen Oeffnungen) durch die Kiemenlöcher nach außen ausgepreßt. Es wird da einerseits die Schleimhaut der Mund- und Pharynxhöhle mit immer neuen Wassermassen in Berührung gebracht, andererseits wird durch den distalwärts in der Nachbarschaft der äußeren Kiemen bewirkten Strom je nach der Ausgiebigkeit des letzteren sowie je nach der Lage der Kiemenöffnungen und der Kiemen, und nach deren Ausbildungsgrad auch der Wechsel des Atemmediums an ihren Atemflächen gefördert. Es ist eigentümlich, daß wir über diese Atembewegungen, welche doch bei den meisten wasseratmenden Amphibien, die wir bisher untersucht haben, sich nachweisen ließen, in der Literatur fast keine Bemerkungen auffinden konnten; und doch müssen wir, wie in den weiteren Abschnitten angeführt werden wird, in diesen „Kehl"-Atembewegungen der wasseratmenden Amphibien den Ausgangspunkt für die Entwicklung des Mechanismus und der Regulation der Atembewegungen bei den luftatmenden, landlebenden Amphibien erblicken (insbesondere der Lungenventilation).

Unter den Perennibranchiaten hat BABÁK (15) bei *Necturus maculatus* (nebst der Luftaufnahme in die Lungen und dem Kiemenschwingungsreflex, s. oben und weiter unten) isolierte oder mit den Kiemenschwingungen verbundene Mundbodenbewegungen beobachtet, welche in der Norm gewöhnlich bei Lokomotion oder nach Einstellung des Kiemenschwingungsrhythmus anzutreffen sind, insbesondere aber in sauerstoffarmem Wasser, wo sogar ein fast regelmäßiger Rhythmus dieser Mundbodenbewegungen zustande kommt. Auch bei *Siren lacertina* kann man, aber bedeutend unregelmäßiger, diese Bewegungen wahrnehmen; sie setzen zuweilen längere Zeit aus und treten insbesondere einige Zeit vor der Luftaufnahme auf und begleiten auch die letztere; insbesondere werden sie bei dem bisweilen wiederholt hintereinander erfolgenden Aufsperren des Mundes häufiger auftretend zu einem gleichsam kontinuierlichen Rhythmus gruppiert; aber sonst besteht kein regelmäßiger Rhythmus derselben, sondern ihr Erscheinen wird vielleicht nur reflektorisch beeinflußt oder durch innere zu allgemeiner Unruhe führende Gründe bedingt.

Allerdings bestehen in der Häufigkeit dieser Atembewegungen und insbesondere ihrer Regulierung weitgehende Unterschiede bei den verschiedenen Amphibien; über ihre höchste Entwicklung bei den Anurenlarven s. den folgenden Abschnitt und den über die vergleichende Physiologie der Atemzentren.

Bei WILDER (205) wird von den Larven von *Desmognathus fusca* ausdrücklich angegeben, daß bei ihnen kein Ausströmen von Wasser aus den Kiemenspalten angetroffen wird, sowie daß gar keine noch so schwachen rhythmischen Oszillationen des Mundhöhlenbodens nachgewiesen werden konnten. Inwieweit bei einigen Urodelenlarven diese wichtigen und wohl ursprünglichen, an den Atemmechanismus der Fische erinnernden Atembewegungen fehlen können, müßte erst erforscht werden. Bei POWERS (155) (der *Amblystoma tigrinum* auch

im Larvenstadium untersucht hat) wird ebenfalls die Anschauung ausgesprochen, daß die „Gaumenatmung" allen „branchiaten Urodelen" gemeinsam sei. Bei den kleinen Larven von *Triton alpestris* und anderen haben wir diese Atembewegungen schön verfolgen können, wobei aber die Ausströmung des Wassers aus den Kiemenspalten sich erst vermittels Tuschepartikel, und zwar als sehr feine Erscheinung, nachweisen ließ.

Als Abänderung dieses Atemmechanismus kommen bei reflektorischer Reizung der inneren Flächen der Atemwege Ausspeibewegungen durch den Mund vor.

Die Luftaufnahme der wasserlebenden Amphibien.

Die Lungenventilation der sämtlichen kiemenatmenden Amphibien (sowohl der Perennibranchiaten als auch der larvalen Urodelen- und Anurenformen) scheint ein sehr einfacher Schluckvorgang zu sein, den man dem Nahrungsverschlucken zur Seite stellen könnte. Es erfolgt durch den geöffneten Mund wahrscheinlich zuerst eine partielle Entleerung der Lungenluft, und unmittelbar darauf wird die neu geschöpfte Luftmenge in die Lungensäcke eingepreßt, welche nachher durch den Kehlkopf verschlossen werden.

Dieser einfache und gleichsam ursprüngliche Mechanismus findet sich aber auch bei einigen Landformen der Urodelen, welche sonst, ähnlich wie die metamorphosierten Anuren, einen höchst komplizierten Lungenatemtypus besitzen, der im folgenden Abschnitte ausführlich geschildert wird. Wir haben z. B. bei *Triton pyrrhogaster*, *T. torosus* u. a., wenn sie sich im Wasser aufhalten und hier und da zur Wasseroberfläche steigen, um Luft zu schöpfen, gesehen, daß die Luftaufnahme durch eine solche „Schnappbewegung" vollführt wird, während die komplizierte Lungenventilation nur bei längerem Aufenthalte (wenigstens mit den Nasenlöchern) an der Luft vorkommt. Ueber diese Erscheinung hat neuerdings Wolterstorff eine Umfrage angestellt, worauf insbesondere Schreitmüller (173) angegeben hat, daß er bei *Triton vulgaris, T. cristatus* (und bei *Salamandra maculosa*, die allerdings als typischer Landbewohner nicht in Betracht kommen würde) im Wasser schon kurz vor der Berührung der Wasseroberfläche das Maul sich öffnen und Luft in großen Blasen austreten sah, worauf die Luftventilation an der Wasseroberfläche durch die Nasenlöcher auf die im folgenden Abschnitte zu schildernde Weise vollführt wurde. — Wahrscheinlich handelt es sich, wenn man unsere Beobachtungen damit vergleicht, nur darum, ob gemächlich oder rasch ventiliert wird, in letzterem Falle wird die Lungenluft durch Schnappbewegungen gewonnen.

Hofmanns (103) Angabe, daß die Tritonen zuerst durch die Nasenlöcher Luft aufnehmen und dann aus dem Munde entleeren, beruht auf der Beobachtung, daß nach zu großer Luftaufnahme, wenn das Tier in die Tiefe gelangen will, ein Teil der Luft wieder ausgestoßen wird.

Es läßt sich bisher nicht bestimmen, ob auch die alleinige Luftventilation der Mundhöhle bei den Amphibien vorkommt. Boas (36) hält die Luftaufnahme der Anurenlarven für eine der Schlundrespiration dienende Vorrichtung. Hermann (100) erwähnt die Möglichkeit der Gasfüllung der Lungen bei den noch mit

äußeren Kiemen ausgestatteten Anurenlarven vermittels Gassekretion (ähnlich wie bei der Schwimmblase). Wir sahen bei Gelegenheit bisher nicht veröffentlichter Versuche über die Lungenregeneration, daß schon bei ganz jungen Larven die Lungen prall mit Gas gefüllt sind, lassen aber dahingestellt, ob es sich bei der Luftaufnahme um Lungenventilation oder bloß um Mundventilation handelt: es wäre möglich, daß die Froschlarven aus der in der Mundhöhle befindlichen Luft den Wasseratemstrom mit Sauerstoff anreichern, ähnlich wie es bei den Fischen der Fall zu sein pflegt (s. diesen Teil des Handb., p. 660).

Sonst finden wir noch bei Schulze (174) eine Bemerkung, daß der Mechanismus der Lungenfüllung und Lungenentleerung bei den Kaulquappen bisher nicht untersucht wurde. Wahrscheinlich würde es sich um eine kleine Abänderung des Mechanismus handeln, welcher das Wasser bei der Kiemenatmung befördert, indem die Luftblase durch geeignete Kiemensperrung verhindert wird, zwischen denselben durchzutreten (über diesen Mechanismus hat Martin Saint-Ange (130) insbesondere bei *Salamandra*-Larven Angaben gemacht); daß dieser Mechanismus zuweilen versagt, kann man in den Fällen konstatieren, wo bei starker Luftaufnahme der Peribranchialraum mit Luft gefüllt werden kann. Die Luftentleerung aus den Lungen kommt ohne Zweifel teilweise passiv zustande (die Lungensäcke pflegen prall gefüllt zu sein).

Ueber die Luftaufnahme der Kaulquappen (ohne Vorderextremitäten) von *Alytes obstetricans* gibt Bataillon (23, 24) an, daß sie wahrscheinlich durch den Mund stattfindet; dies ist sicher bei den Larven von *Bufo vulgaris* der Fall, welche mit ihrer ventralen Fläche zur Wasseroberfläche kommen, so daß die Nasenöffnungen unter Wasser bleiben. — Bei genügend durchlüftetem Wasser erfolgt die Luftaufnahme sehr rasch, sonst halten sich die Tiere längere Zeit an der Wasseroberfläche. Während die Larve untertaucht, werden einige Luftbläschen aus dem Munde entleert, und um den Boden zu erreichen, muß das Tier in einer gewissen Tiefe wiederum etwas davon auslassen. Nach einigen Minuten wird die Ventilation wiederholt. Die Lungen funktionieren zugleich als hydrostatische Apparate. (S. noch weiter bei Bataillon gelegentlich der Kiemenatmung.)

Ueber das Bestehen einer Luftaufnahme in die Mund-Pharynxhöhle vermittels einer Schnappbewegung behufs oropharyngealer Atmung kann nach Babák (16) kein Zweifel bestehen bei den im Wasser gegehaltenen Tritonen, welche nebstdem auch Wasserdurchspülung der oropharyngealen Höhle vermittels Kehlatembewegungen aufweisen (s. weiter), so daß es sich um eine Kombination der Wasseratmung und Luftatmung handeln kann. Die aufgenommene Luftmenge wird vielleicht teilweise in die Lungen verschluckt; aber oft sieht man einige Zeit eine starke Auftreibung der Kehlgegend andauern, worauf erst eine Schluckbewegung zustande kommt, bei der oft zwei Luftblasen dem Munde entströmen, während ein Teil vielleicht in die Lungen befördert wird, wobei aber noch etwas in der Mund-Pharynxhöhle zurückbleiben kann; denn man nimmt noch nach längerer Zeit wahr, daß das untergetauchte Tier etwas Luft ausläßt, worauf erst der Boden der Mundhöhle dem Gaumen angepreßt gehalten wird. Eine genaue Verfolgung des Sachverhaltes ist sehr schwierig: wollte man aber künstliche Bedingungen zur gründlicheren Analyse herstellen, so würde man das ganze Verhalten des Tieres ändern.

Kiemenatembewegungen der Anurenlarven.

Die eigentümliche Lebensweise der meisten Anurenlarven, welche sich durch so viele morphologische Anpassungen an das Leben im Wasser auszeichnet, ist auch durch die mächtigen „inneren“ Kiemen, die in eine spezielle durch sekundäre Ueberwucherung der Haut — Opercularfalte — entstandene Kiemenhöhle zu liegen kommen, charakterisiert; aus dieser Kiemenkammer führen getrennte oder sekundär zusammengeflossene Ausfuhrgänge nach außen — sogenannte Spiracula (s. im spez. Teile). Dadurch sowie durch die in der Regel ununterbrochen in schnellem Rhythmus durch die besonders geformte Mundöffnung erfolgende Wasserdurchspülung wird man lebhaft an die Kiemenatembewegungen der Fische erinnert.

In Anbetracht der großen Bedeutung dieses Atemmechanismus der Kaulquappen für die Auffassung der Atembewegungen der metamorphosierten Tiere, sowie wegen der hohen funktionellen Ausbildung desselben müssen wir ihm eine eingehende Beachtung schenken, wobei wir uns zuerst auf Schulzes (174) ausführliche Arbeit stützen wollen.

Bei den Froschlarven wird durch einen Druckpumpenmechanismus das Wasser durch die Kiemenspalte „geschluckt“, in Uebereinstimmung damit, daß ihr Hyobranchialskelett (Gaupp) ein knorpeliges Continuum bildet, in dem keine Gelenk- oder fibröse Verbindung sich findet. Die Biegsamkeit der dünnen Knorpelspangen läßt zwar eine gewisse Erweiterung der Kiemenhöhlen und Kiemenspalten zu, aber diese würde nicht zur Wasseransaugung genügen, wie solche bei dem mit gegliederten Branchialia ausgestatteten, in großem Maße erweiterbaren Kiemenraum der Fische zustande kommt (Gaupp, 81—83). Schulze beschreibt den Vorgang der Atembewegungen (*Pelobates fuscus*) folgendermaßen (s. Figg. 113—117):

Die Inspiration beginnt mit Oeffnung des Mundes; der Vorderrand der im Ruhezustande schräg nach abwärts und vorn gerichteten Unterlippe wird stark gesenkt und dabei etwas nach vorn geschoben, während der freie Rand der im Ruhestande ebenfalls schräg nach abwärts und etwas nach vorn gerichteten Oberlippe sich hebt und etwas nach vorne bewegt. Zugleich vollführen die Kiefer folgende Bewegungen: die V-förmige Hornscheide der Infrarostralia, deren scharfe Randkante im Ruhezustande ziemlich gerade nach vorn gerichtet ist, senkt sich durch eine Drehung des Unterkiefers im Aufhängegelenk um die horizontale Querachse stark nach abwärts, die halbkreisförmige Schneide der Oberkieferhornplatte bewegt sich nach vorn und oben. Unmittelbar nach der Oeffnung des Mundes sieht man den Processus lateralis des Ceratohyoids, welcher die Haut vor- und abwärts vom Auge in einem kleinen Höcker vorwölbt, beträchtlich nach oben und etwas nach vorn rücken und dabei die darüber gelegene (dem M. orbitohyoideus entsprechende) Hautpartie sich schwach vorbauchen; zugleich erfolgt eine ausgiebige Abwärtsbewegung der unter dem Mittelteile des Zungenbeinbogens liegenden Hautpartie und ebenfalls der lateralen Fläche des Kiemenkorbes, während die Oeffnung des Spiraculums unverändert bleibt.

Nach Entfernung der Haut bezw. der stark pigmentierten Fascia lateralis am unteren und lateralen Bezirke des Kiemenkorbes wurde dann die Bewegung des





Fig. 113. Fig. 114.

Fig. 113. Große Larve von *Pelobates fuscus* in der Ansicht von unten. Natürl. Größe. (Nach F. E. Schulze, 174.) Außer der ventralen Haut ist auch das lockere Bindegewebe und die ventrale Fasciendecke des M. submaxillaris *sm*, subhyoideus *sh* und subbranchialis *sb* entfernt. Außerdem sieht man einen kleinen Teil des M. geniohypobranchialis *gh*, den horizontalen Durchschnittsrand der Fascia lateralis *fl* und den Processus lateralis des Ceratohyoids *pl* markiert. Rechts das Spiraculum, welches in den Peribranchialraum hineinführt.

Fig. 114. Große Larve von *Pelobates fuscus* in der Ansicht von unten. Natürl. Größe. (Nach F. E. Schulze, 174.) Vgl. die Fig. 113: außer der Haut, dem subkutanen Gewebe und den oberflächlichen Muskelfascien ist der M. subbranchialis jederseits entfernt, so daß der Herzbeutel, die Kiemen und der M. diaphragmatopraecordialis *dp* jeder Seite frei vorliegt und die in den Peribranchialraum hineinragenden Vorderextremitäten sichtbar werden. (Die Spiraculumröhre ist der Länge nach durchgeschnitten.) *sm* M. submaxillaris, *sh* M. subhyoideus, *gh* M. geniohypobranchialis.





Fig. 115. Fig. 116.

Fig. 115. Vordere Hälfte einer großen Larve von *Pelobates fuscus* in der Ansicht von unten. Natürl. Größe. (Nach F. E. Schulze, 174.) Vgl. die Figg. 113 und 114. Nach Fortnahme der ventralen Haut und der oberflächlichen Muskeln sind folgende Muskeln ganz oder teilweise freigelegt: der M. mandibulolabialis *ml*, M. submaxillaris *sm*, M. geniohypobranchialis *gh*, M. ceratohypobranchialis *chb*, M. basihyobranchialis *bhb*, M. diaphragmatobranchialis medialis *dbm* und der M. diaphragmatobranchialis lateralis jeder Seite. (Das Herz entblößt; im Peribranchialraum die Vorderextremitäten sichtbar.)

Fig. 116. Vorderteil einer Larve von *Pelobates fuscus* in der Ansicht von unten. Vergr. 4. (Nach F. E. Schulze, 174.) Vgl. die Figg. 113, 114 und 115. Folgende Muskeln sind auspräpariert und liegen teilweise oder in ganzer Ausdehnung frei vor: M. mandibulolabialis *ml*, dessen hinteres Ende gedeckt ist vom M. submaxillaris *sm*, welcher in ganzer Ausdehnung mit seiner medialen Raphe sichtbar ist. Der M. geniohypobranchialis *gh* ist teilweise gedeckt von *sm* und M. subhyoideus *sh*. Der M. orbitohyoideus *oh* ist in seinem unteren Ende, der M. ceratohyoangularis *cha* dagegen in ganzer Ausdehnung sichtbar. Beim M. quadratoangularis *qa* ist der hintere Vorsprungsteil gedeckt vom *cha*.

Zungenbeinbogens genauer verfolgt; gleichzeitig mit dem erwähnten Hinaufrücken des Processus lateralis des Ceratohyoids senkt sich dessen mediales, den Boden der Rachenhöhle stützendes Ende samt dem Basihyoid, und auch die Hypobranchialplatte nebst den vorderen medialen Enden sämtlicher Branchialia rückt nach abwärts und hinten, während sich die hinteren lateralen Enden der Branchialia nebst dem sie verbindenden Epibranchiale nach oben (und etwas nach hinten und lateralwärts) bewegen; dabei machen die Kiemenbögen eine Kreisbogenbewegung und gehen durch die Hebung ihres Hinterendes aus der annähernd horizontalen in eine der senkrechten mehr genäherte Stellung über.

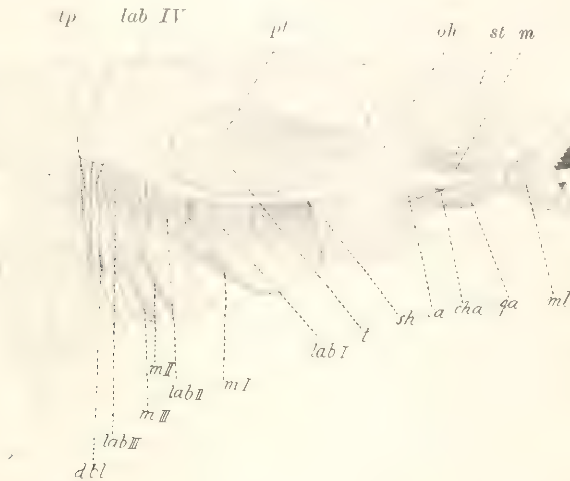


Fig. 117. Seitenansicht des Vorderteiles einer Larve von *Pelobates fuscus* von der rechten Seite nach Präparation einiger Muskeln, Bänder und des Kopfskelettes. Vergr. 4. (Nach F. E. SCHULZE, 174.) Kombiniert nach seinen Bildern Fig. 14 und 15. M. orbitohyoideus *oh* in ganzer Ausdehnung; M. suspensoriohyoideus *sh* ist im unteren Ende von *oh* gedeckt; M. temporalis *t* zum Teil gedeckt durch den Processus orbitalis und die Sehne des M. subtemporalis *st*; M. masseter *m* größtenteils frei vorliegend; M. mandibulolabialis *mt* größtenteils sichtbar; M. suspensorioangularis *sa* teilweise durch den M. ceratohyoangularis *cha* gedeckt, M. quadratoangularis *qa* ebenfalls; M. levator arcuum branchialium I, II, III *lab I, II, III*; M. tympanopharyngeus *tp*; M. marginalis I, II, III *m I, II, III*; M. diaphragmatobranchialis lateralis *dbl*. — Vergleiche mit den Figg. 113—116.

Nachher wird die Exspiration durch entgegengesetzte Bewegungen vollführt: 1) der Mund wird geschlossen durch Hebung des Unterkiefers mit der Unterlippe und geringes Senken des oberen Hornkiefers; 2) das Zungenbein mit dem Boden der Mundrachenhöhle wird gehoben; 3) der hintere laterale Teil des Kiemenkorbes wird gesenkt; 4) die Oeffnung des Spiraculums wird etwas erweitert. Der ganze Bewegungskomplex soll schneller verlaufen als derjenige der Inspiration. Es folgt eine Pause.

Die Oeffnung der Lippen ist nicht aktiv und selbständig, sondern erfolgt passiv: die Lippen werden durch die Kiefer auseinandergedrängt (der M. mandibulolabialis soll erst beim Fressen in Tätigkeit geraten). Mit dem Herabziehen des Unterkiefers (M. ceratohyo-angularis, suspensorio-angularis, quadrato-angularis, geniohypobranchialis) hebt sich die dem vorderen unteren Rande der beiden Suprarostralia aufsitzende Oberkieferhornscheide. Die auffällige Abwärtsbewegung des mittleren Teiles

des Hyoidbogens mit geringer Verschiebung nach hinten kann durch die Mm. orbitohyoidei [1]) (und den M. suspensoriohyoideus) bewirkt werden, wodurch auch die Hypobranchialia und medialen Enden der Branchialia mitgezogen werden (aber es kann im letzteren Falle auch der paarige M. diaphragmato-branchialis medialis mitwirken); die Bewegung der hinteren-lateralen-oberen Enden der Kiemenbogen nebst dem Epibranchiale nach oben und etwas lateralwärts wird vielleicht durch die hintersten Faserbündel der Mm. levatores arcuum branchialium bewirkt, wenn nicht schon die mechanischen Bedingungen dafür ausreichen (Behinderung am Zurückweichen in horizontaler Richtung durch das dahinterliegende prall gespannte Diaphragma, den Schultergürtel und die vordere Extremität). Das Schließen des Maules und Heben des Mundbodens samt der Zunge kann durch den M. temporalis, pterygoideus, masseter (und subtemporalis) zustande kommen, die Aufwärtsbewegung des Mittelteiles des Zungenbeinbogens mit dem Boden der Rachenhöhle durch den M. subhyoideus (der die Processus laterales der Ceratohyoidea medianwärts zieht); das Nachziehen der Kiemenkörbe nach vorn können die Mm. ceratohyobranchiales und basihyobranchiales verstärken, außerdem könnte auch die Schwere das Herabgehen der hinteren-lateralen-oberen Teile der Kiemenkörbe bedingen, vielleicht auch der M. diaphragmatobranchialis lateralis; dabei ist zu erwägen, daß das inspirierte Wasser nun durch das Hinaufgehen des Mundbodens in den Raum oberhalb der Kiemenhöhlen gedrängt wird. Die Erweiterung des Spiraculums ist passiv.

Die wichtigsten Atemmuskeln der Larve sind also neben den Senkern und Hebern des Unterkiefers und des hinteren Teiles der Kiemenkörbe der M. subhyoideus und der paarige M. orbitohyoideus. Viele von den übrigen Muskelkräften dürften wahrscheinlich erst bei verstärkten Respirationsbewegungen in Betracht kommen, oder bei speziellen Einzelbewegungen der Teile des Atemapparates.

Den Verlauf der Wasserströmung hat Schulze vermittels im Wasser suspendierter gefärbter Pertikel, beim Spiraculum durch ein schmales abgeschnittenes Hautläppchen in der Nachbarschaft desselben untersucht. Die Inspiration zeichnet sich durch fast gleichzeitige Bewegung der sämtlichen daran teilnehmenden Abschnitte des Atemapparates aus, wobei das Wasser sowohl durch die Nasenöffnungen als auch durch die Mundöffnung eintritt, während am Spiraculum Ruhe oder nur eine schwache Ausströmung wahrgenommen wird. Bei der Exspiration findet ein schwaches und kurzes Ausströmen von wenig Wasser aus der Mundöffnung, kein oder ein kaum merkliches aus den Nasenlöchern, dagegen ein ziemlich kräftiges Ausstoßen einer erheblichen Wassermenge durch das verhältnismäßig weite Spiraculum statt. Dieser Schluß der Mundöffnung ist nicht vollständig, indem zwischen den harten Kiefern ein feiner Spalt bleibt und die weichen Lippen überhaupt nicht zur gegenseitigen Berührung kommen. Der Austritt des Wassers aus den Nasenöffnungen wird durch die Choanenklappen fast verhindert.

Bei der Inspiration richtet sich der zwischen den Kiemendeckplatten befindliche breite Eingangsspalt jedes Kiemenkorbes jedesmal aus der horizontalen Lage auf und stellt sich dem von vorn her andringenden Wasser so entgegen, daß dieses leicht und unmittelbar in die Kiemenkorbhöhle eindringen kann. Es scheint auch von Bedeutung zu sein, daß während der Inspiration durch die Bewegung

1) Die durch Sperrdruck hervorgehobenen Muskeln hat der Autor tatsächlich bei den Atembewegungen sich verkürzen sehen.

der Kiemenbogen nach hinten und oben die in den Peribranchialsack hinabragenden respiratorischen Fortsätze das sie umgebende Wasser des Peribranchialraumes nach hinten schieben, wodurch sich das zuweilen nicht unbeträchtliche Ausströmen aus dem Spiraculum schon während der Inspiration erklärt.

Außer stürmischen, aber sonst einen normalen Mechanismus aufweisenden Atembewegungen, bei denen wahrscheinlich die oben angeführten Hilfsatemmuskeln beteiligt sind, erscheinen zuweilen eigentümliche Abänderungen der Atemakte. So kommt z. B. ein ruckweises, starkes Ausstoßen von Wasser durch das Spiraculum vor, durch rasche Kontraktion der vorgewölbten ventralen Hautregion unter den beiden Kiemenkörben verursacht (wohl der M. subbranchialis, der den jeden Kiemenkorb ventral umgebenden Peribranchialraum verengert). Sind aber die gewöhnlich weit offenstehenden hinteren ventralen Ausgangspforten in den zum Spiraculum hinleitenden queren Ausführungsgang ganz oder teilweise verschlossen (durch die im Vereine mit dem M. diaphragmato-praecordialis eine Achtertour bildenden schlingenförmig angeordneten hinstersten Fasern des M. subbranchialis), und dabei die einzelnen oder alle Kiemenspalten durch Muskelkraft erweitert, so kann das im Peribranchialraume vorhandene Wasser in die Kiemenkorbhöhlen und von da sogar zurück in die Mundrachenhöhle und durch die Mundöffnung nach außen ausgepreßt werden. Es handelt sich da wohl um einen Reinigungsreflex (zur Entfernung der auf der Filteroberfläche angesammelten Fremdkörper); man beobachtet ihn insbesondere in schlammigem Wasser. Ueber die zur Förderung der Zirkulation in den respiratorischen Fortsätzen dienende Tätigkeit des M. subbranchialis und der Mm. marginales s. das Original.

Gaupp nennt (in Hinsicht auf die Verhältnisse beim erwachsenen Frosch, s. weiter unten) die Aufnahme des Wassers in die Mundhöhle Aspiration, das Hindurchpressen desselben durch die Kiemenspalten Inspiration; Exspiration würde dann in der Entfernung des Wassers aus dem Peribranchialraum durch das Spiraculum bestehen. Wahrscheinlich sind auch die motorischen Kräfte bei diesen Atembewegungen denen beim umgewandelten Frosche gleich: nach Schulze ist bei der Erweiterung der Mundhöhle der M. diaphragmatobranchialis tätig, aus welchem der M. sternohyoideus sich entwickelt; bei der Hebung des Mundhöhlenbodens sind am wichtigsten die Muskeln des Zungenbeinbogens (Mm. orbitohyoideus und subhyoideus — während die Mm. levatores arcuum branchialium, aus denen die Mm. petrohyoidei des Frosches hervorgehen, an der Senkung sich beteiligen sollen); diese Verhältnisse ließen sich dadurch erklären, daß beim umgewandelten Frosch der Eingang zum Respirationsorgan (Aditus laryngis) sich weiter hinten befindet als der Eingang zu der Kiemenhöhle und demgemäß weiter hinten gelegene Muskeln in seine Dienste aufnimmt.

Ebenso werden bei der „Schluckatmung" der Froschlarve, wie beim Frosch, die Kaumuskeln kontrahiert und dadurch sogar der Mund geschlossen, während beim Frosch die Schließung des Maules dabei nur verstärkt wird. Bei beiden fungiert die Mundhöhle zuerst einsaugend, dann drückend, eingeschaltet zwischen das zur Respiration dienende Medium und das respirierende Organ. Aber beim Frosch erscheint zwischen Aspiration und Inspiration die Exspiration, eventuell aktiv hervorgebracht durch die Tätigkeit der Bauchmuskeln.

BATAILLON (23, 24) beschreibt bei den *Alytes*-Larven zwei Längsfalten der Mundschleimhaut, welche an den inneren Nasenöffnungen einen zweifachen Klappenapparat bilden, der zwar das Wasser in die Mundhöhle hinein, aber nicht von da nach außen strömen läßt. Dies läßt sich auch experimentell mittels farbiger im Wasser suspendierter Körperchen nachweisen: das Wasser fließt nur durch das Spiraculum hinaus. Aber auf der Höhe der Metamorphose dringt das Wasser sowohl durch den Mund als auch durch die Nasenöffnungen ein und quillt sowohl durch das Spiraculum und die inzwischen entwickelten „komplementären Spirakel", als auch durch die Mund- und Nasenöffnungen heraus: das Klappensystem ist verschwunden.

Vor dem Durchbruche der Vorderextremitäten kann die Wasseraufnahme durch den Mund künstlich durch Verhinderung der Nasendurchströmung hervorgebracht werden. Die Luftaufnahme geschieht nur durch die Mundöffnung (dabei spielen die Lungen nach dem Autor eher die Rolle einer hydrostatischen Vorrichtung); die Luftausatmung kommt ebenfalls durch die Mundöffnung zustande. Nach dem Durchbruche der Vorderextremitäten wird das Wasser durch die Mund- und Nasenöffnungen inspiriert, durch die Nasen- und neuen Exspirationsöffnungen nach außen entleert. Kann sich das Tier nahe der Wasseroberfläche stützen, so nimmt es etwas Luft durch die Nasenöffnungen ein; die Luft reicht bis in die Kiemenregion und hilft dem Tiere, sich an der Wasseroberfläche zu halten, zugleich aber ermöglichen die „tampons aériens" an den inneren Nasenöffnungen den „Wasseratemrhythmus". Zur Zeit der vollendeten Schwanzresorption bilden die Luftblasen der Mundhöhle ein Continuum mit dem Lungeninhalte. Es erscheint ein rascher Atemrhythmus, derjenige der Kehloszillationen (s. weitere Abschnitte).

Es soll auch SCHNEIDER einige Beobachtungen über die Wasseratmung der Kaulquappen angestellt haben. — Ueber die Einrichtungen zur Oeffnung und Schließung der Kiemenspalten s. schon bei MARTIN ST.-ANGE (130).

Der Mechanismus der Lungenventilation (des Lungenatemaktes) bei den landlebenden Urodelen und Anuren.

Der typische Lungenatemakt des Frosches (sowie z. B. von *Salamandra*, *Triton* usw.) setzt sich aus einer großen Reihe von einerseits gleichzeitig, andererseits in bestimmter Folge in verschiedenen Abschnitten der Atemwege sich abspielenden Bewegungen zusammen, deren Koordination schon weitgehend bekannt ist. Es kommen aber noch verschiedene Abänderungen dieser Atemakte vor (s. die weiteren Abschnitte). Zuerst werden wir den Verlauf einer typischen Lungenatmung schildern und später die Einzelheiten sowie Modifikationen anführen. — Es muß aber ausdrücklich bemerkt werden, daß bei einigen Urodelen, bei denen beim Aufenthalte am Lande dieser komplizierte Lungenatemmechanismus im Gange ist, doch wieder mitunter der ursprüngliche einfache Modus zutage tritt, welcher p. 711 geschildert wurde (d. h. Luftaufnahme durch „Schnappbewegung").

Um das Wesentliche der typischen Lungenatmung hervorzuheben, können wir sagen, daß die Lungenfüllung des Frosches durch Einpressen oder „Verschlucken" der proximal geschöpften Atemluft in die Lungen hinein entsteht, im Grunde auf ähnliche Weise, wie die Beförderung des Atemwassers von vorn nach hinten (jedoch durch die Kiemenlöcher wieder nach außen) bei den wasseratmenden Amphibien zustande kommt (s. oben 710). Würde man sich also vorstellen, daß statt des Atemwassers Luft (bei vorn verschlossener Mundhöhle und) bei hinten verschlossener Pharynxhöhle komprimiert

wird, so kommt die Lungenfüllung zustande. Allerdings kommen hinzu wichtige Nebentätigkeiten, insbesondere das Spiel der Atemritze und des ganzen Hyoidapparates, der Nasenlöser usw. Der ganze Vorgang wird in der Norm außerdem dadurch kompliziert, daß noch eine andere Art Atembewegung vorhanden ist — über die wir weiter eingehend handeln werden — welche durch leichte „oszillatorische Kehlbewegungen“ bei vermittels der Nasenlöcher mit der äußeren Atmosphäre kommunizierender Mundhöhle deren Luftinhalt erneuern.

Am Ende einer solchen durch leichte Senkung des Mundhöhlenbodens bewirkten Aspiration (Gaupp, 81 u. 83; s. aber auch schon P. Bert, 28; Martin, 129) einer kleinen Menge Atemluft von außen durch die offenen Nasengänge wird die Atemritze geöffnet und die daselbst unter gewissem Druck befindliche Luft strömt teilweise aus den Lungen in die Mundhöhle, während gleichzeitig die Nasenlöcher verschlossen werden: durch diese Exspiration wird der durch aktive Muskeltätigkeit eben in Aspirationsstellung gelangte Mundhöhlenboden weiterhin passiv herabgedrückt; die Steigerung des Luftdruckes in der Mundhöhle gibt sich dabei auch dadurch kund, daß das Trommelfell etwas nach außen vorgetrieben, die Augen ein wenig hervorgehoben werden (beim Männchen von *Rana temporaria* schwellen die Schallblasen deutlich an). Am Rumpfe, wo während der rhythmischen Kehlbewegungen nur unbedeutende, mechanisch von der Kehle her übertragene Erschütterungen (s. weiter unten) zu beobachten waren, erscheint diese Lungenentleerung als Einziehung der Flankengegend, zeitlich etwas der tiefen Mundbodendepression vorangehend.

Hierauf folgt sogleich die Verkleinerung der Mundhöhle, indem der Mundboden energisch und rasch sich emporhebt: durch die offene Atemritze wird der Hauptteil ihres Luftinhaltes in die Lungen gepreßt; am Rumpfe bemerkt man diese Inspiration als Vorwölbung der Flankengegend (die dann bis zur nächsten Exspiration verbleibt). Nachher pflegen wiederum die „oszillatorischen“ Kehlbewegungen aufzutreten, bei geschlossener Atemritze und offenen Nasengängen.

Die Mundbodenbewegungen werden bei den Kehloszillationen sowie bei der Lungenventilation vorwiegend durch aktive Muskeltätigkeit (Figg. 118—120) vollführt (im antagonistischen Spiel der Mundbodenheber und -senker kommen allerdings auch elastische Kräfte zur Geltung, wiederum durch die aktive Muskeltätigkeit geweckt).

Als Aspiratoren bei der Senkung des Mundbodens während der Kehloszillationen sowie bei den Exspirationen sind die Mm. omohyoidei und sternohyoidei tätig, indem sie durch Herab- und Zurückziehung des Zungenbeinknorpels die Mundhöhle (besonders im hinteren Abschnitte) erweitern (der Zungenbeinknorpel bewegt sich in toto und seine Platte wird an ihrer Mundhöhlenfläche konkav und derart gedreht, daß die Platte stärker gesenkt wird als die Processus posteromediales, worauf die trichterförmige Senkung von innen und starke Vorwölbung der Kehle von außen zurückzuführen ist, Gaupp). Aber noch nach Durchschneidung dieser Muskeln kommt die Erweiterung der Mundhöhle zustande, allerdings weniger ausgiebig und seltener als beim normalen Tiere (durch die Erschlaffung der vorher kontrahierten Aufwärtszieher des Mundbodens, Baglioni, 20). Die stärkere

Erweiterung der Mundhöhle, welche daselbst — wenn auch mehr abrupt und nicht mehr so groß wie beim normalen Tiere — während des Herausströmens der Exspirationsluft aus den Lungen erscheint, ist passiv. — Die aktive Erweiterung der Mundhöhle (Aspiration) im Beginne der Lungenventilation ist unter normalen Bedingungen kaum deutlicher als bei der Kehlatmung, aber bei den „einpumpenden" Bewegungen (s. unten) und bei entleerten Lungen, wie dies z. B. in GAUPPS Beobachtungen am dekapitierten Frosch der Fall gewesen war, wird sie mehr ausgeprägt (BAGLIONI).

Als die wichtigsten Inspiratoren hat GAUPP die Mm. petrohyoidei erkannt (anterior sowie posteriores); außerdem kontrahieren sich dabei lebhaft die Mm. geniohyoidei, hyoglossi und genioglossi, dann

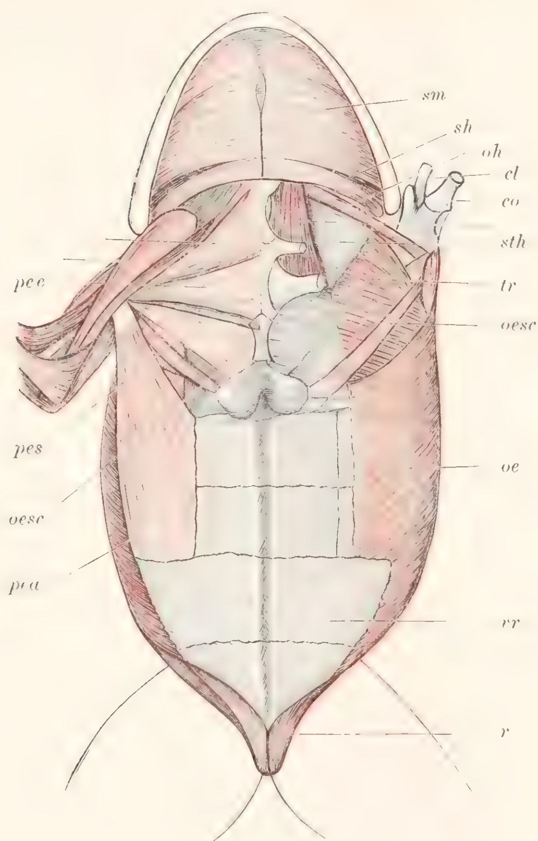


Fig. 118. Muskeln am Mundhöhlenboden, an der Brust und am Bauch von *Rana esculenta* nach GAUPP (83). Linkerseits sind die Brustmuskeln entfernt, Coracoid *co* und Clavicula *cl* in der Mitte durchschnitten und der äußere Abschnitt nach außen umgelegt. — *sm* M. submaxillaris, *sh* M. subhyoideus, *oh* M. omohyoideus, *sth* M. sternohyoideus, *tr* M. transversus abd., *oe* M. obliquus ext. (*oesc* pars scapularis), *r* M. rectus abd. (*vr* vagina recti), *pee, pes, pea* M. pectoralis: pars epicoracoidea, sternalis, abdominalis.

auch die Mm. submentales und, indem sie dem Mundboden die nötige Resistenz verleihen, auch die Mm. submaxillaris und subhyoideus.

Indem die Mm. sternohyoideus und omohyoideus die Mundhöhle erweitern, bewirken sie zugleich vermittels des rückwärts bewegten Hyoidknorpels einen Druck auf die Lungen und fördern auf diese Weise die Exspiration.

Die schon oben erwähnten schwachen Flankenbewegungen, welche während der Kehloszillationen oft verzeichnet werden können, hat HEINEMANN (94, 95) von den Bewegungen des Zungenbeins abgeleitet, aber GRAHAM BROWN (90) hat auch noch nach vollkommener Freilegung der Lungen kleine Druckveränderungen in den Lungensäcken registriert, so daß es sich nicht um vom Zungenbein bewirkte Veränderungen des Raumes handeln kann, in dem die Lungen liegen, sondern um den Druck des herabsteigenden Zungenbeins auf die Lungenbasis — oder um rhythmische Kontraktionen der Muskeln in der Lungenwand.

Bei der Exspiration spielt die Elastizität des Lungengewebes (s. LANGENDORFF, 118, 119) vielleicht die wichtigste Rolle.

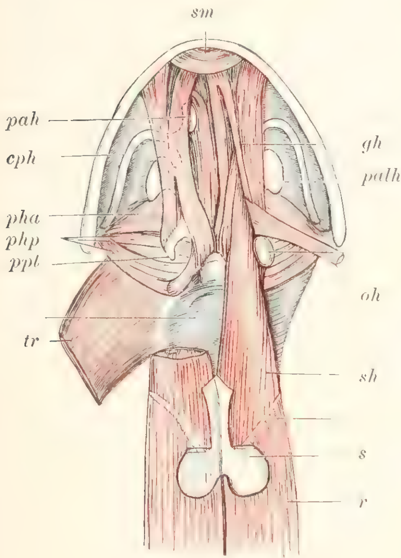


Fig. 119.

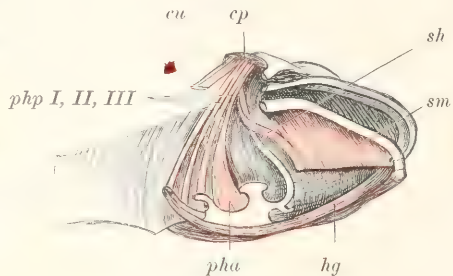


Fig. 120.

Fig. 119. Muskeln des Mundhöhlenbodens und des Zungenbeines des Frosches nach GAUPP (83). M. submaxillaris und subhyoideus sind entfernt, ebenso der Schultergürtel mit Ausnahme des Sternum. Rechterseits ist außerdem M. omohyoideus und der vordere Teil des M. sternohyoideus fortgenommen, und M. geniohyoideus etwas lateralwärts gelegt; *sm* M. submentalis, *gh* M. geniohyoideus, *palh* Processus alaris cartilaginis hyoideae, *oh* M. omohyoideus, *sh* M. sternohyoideus, *s* Pars cartilaginea sterni, *r* M. reetus, *pah* Proc. anterior cart. hyoideae, *cph* Cornu princip. hyoid., *pha* M. petrohyoideus anterior, *php* Processus posterolater. hyoid., *tr* M. transversus.

Fig. 120. Musc. subhyoideus und Mm. petrohyoidei der rechten Seite des Frosches nach GAUPP (83). Der Schlund ist aufgespannt, der hinterste Teil des Unterkiefers, Tympanicum, Quadratum sowie der ganze Annulus tympanicus sind ebenso wie der ganze Schultergürtel entfernt, um die Unterfläche der Crista parotica *cp* frei zu legen; *sh* M. subhyoideus, *sm* M. submaxillaris, *hg* M. hyoglossus, *pha* M. petrohyoideus anterior, *php I, II, III* Mm. petrohyoidei posteriores.

Dekapitiert man einen Frosch, ohne den Atmungsapparat zu schädigen, legt man seine Lungen durch Abschneiden des Rückens und der Abdominalwände frei und füllt man durch die Atemritze die Lungen, so schließt sich die Atemritze nach dem Herausziehen der Kanüle sofort, und die Lungen bleiben mit Luft gefüllt unverändert stehen,

Oeffnet man nunmehr die Atemritze nur ein wenig, so kollabieren plötzlich die Lungen, da die Luft durch die geöffnete Atemritze schnell entweicht.

Indessen ist unter normalen Verhältnissen noch der intra-abdominale Druck zu berücksichtigen. Die gefüllten Lungen bringen die sie umgebenden Baucheingeweide aus ihrer Gleichgewichtslage; diese streben, in ihre Lage wieder zurückzukehren; wenn man die eine Lunge freilegt, so sieht man deutlich, daß die andere bei künstlicher Aufblähung nicht so stark anschwillt und nach Oeffnung der Atemritze rascher und stärker kollabiert.

Besonders bei starken angestrengten Exspirationen (speziell auch bei den Quakbewegungen, s. weiter) wirkt aktive Muskeltätigkeit mit, hauptsächlich Kontraktion der Mm. transv. abd. Es wird (Gaupp) von den die Bauchhöhle verengernden Mm. obl. ext. und transv. dem vorderen scapularen Abschnitte des ersteren und den vordersten Partien des letzteren eine spezielle Aufgabe bei der Exspiration zugeschrieben. Die vorderen Portionen der Mm. transv. sollen durch ihre Aponeurose die Lungen gleichsam umgreifen (sich am dorsalen und lateralen Umfange des Lungenhalses ansetzen): dadurch könnte bei der Exspiration die Offenhaltung des Aditus pulmonis bewirkt werden.

Couvreur (60, 63) hat sich schon vor längerer Zeit speziell mit dem Frosch-„Diaphragma" (Rouget, 1851) beschäftigt und neuerdings zusammenfassend seine Ansicht dargelegt; es handelt sich nach ihm um ein fast vollständig die obere Thoraxapertur bedeckendes Gebilde, welches vom M. obliq. int., insbesondere nahe der Wirbelsäule („piliers postérieurs") und dem Brustbein („piliers antérieurs") seinen Ursprung nimmt; diese Züge konvergieren gegen den Oesophagus hin und inserieren daselbst. Das Diaphragma wird vom 2. Spinalnerven (über dessen überhaupt große Bedeutung für das Respirationsgeschäft des Frosches weiter berichtet wird) innerviert: bei Reizung desselben wird eine Abflachung des Gebildes verzeichnet, wobei sich in den Lungen eine deutliche Druckerhöhung nachweisen läßt. — S. auch Giglio-Tos, 84.

Bei Langendorff (118) wird auf die bei lungenlosen Fröschen oder auch nach Tamponierung der Mundhöhle oder des Kehlkopfes, und schon früher bei Heinemann (94) auf die bei vagotomierten Fröschen (wo die Stimmritze verschlossen bleibt, s. weiter) vorhandenen aktiven „Exspirationen" hingewiesen. S. auch bei Martin (129) in dem Abschnitte über die funktionellen Beziehungen des Kehl- und Lungenatemzentrums. Außerdem soll den Mm. sternohyoidei und omohyoidei eine gewisse exspiratorische Rolle zukommen (Gaupp) bei dem durch ihren Zug bedingten Zurückweichen des Zungenbeins (p. 719. — Emery (74) hat die beharrliche Aufblähung des Frosches nach Entfernung der Abdominalwände irrtümlich für eine Folge der verhinderten Exspirationen gehalten, die seiner Meinung nach nur selten und durch Muskeltätigkeit zustande kommen sollen, während die Inspirationen als ein Rhythmus vorhanden sind.

Die Inspiration wird durch die pressorische Tätigkeit der Mundbodenmuskeln (s. oben) besorgt. Man hat die Froschatmung deswegen als „Schluckatmung" bezeichnet. Vorbedingung der erfolgreichen Druckwirkung der Mundhöhle ist ein fester Verschluß derselben. Die Decke ist fast ganz von Knochen und Knorpeln gebildet, der Boden erlangt eine gewisse Festigkeit

durch seine Muskeln und durch das Episternum, welches jeder Bewegung des Zungenbeins folgt. Die Lippen der beiden Kiefer schließen die Mundhöhle vollständig ab, indem der Lippenrand des Unterkiefers genau in eine entsprechende Furche des Oberkiefers paßt; nach GAUPP (81) besteht während der Atembewegungen eine tonische Kontraktion der Kieferschließmuskeln. Die letztere bedingt auch (s. gleich weiter) den Verschluß der äußeren Nasenlöcher. Diese sind während der Kehloszillationen mehr oder minder offen und schwanken höchstens ganz unbedeutend. Aber für die Lungenatmung hat schon PANIZZA (149) nachgewiesen, daß nach Entfernung des Randes der äußeren Nasenlöcher die Lungenfüllung gestört wird.

Bei der Lungenventilation scheint die Schließung der Nasenlöcher gewöhnlich vor der Verengerung der Mundhöhle und noch während der Erweiterung derselben zu beginnen und noch, bevor die Mundhöhle wieder den Höhepunkt ihrer Verengerung erreicht hat, aufzuhören.

Der rasche Verschluß der äußeren Nasenlöcher (wobei sich die Nasenflügel, Cartilagines alares, von vorn und außen nach hinten und innen zurückklappen) wird nach GAUPP durch Vermittelung des Unterkiefers bewirkt, nicht durch eigene Nasenmuskeln. Der Unterkiefer (Fig. 121) drängt die Zwischenkiefergegend in



Fig. 121. **Relief des oberen a und unteren b Begrenzungsrandes der Mundhöhle des Frosches** nach GAUPP (83). *1* Fossa subrostralis media bestimmt für die Einlagerung des Tuberculum praelinguale *1'*; *2* Pulvinar subrostrale, jederseits von *1*, bestimmt für Einsenkung in Fossa praelingualis *2'*; *3* Fossa subrostralis lateralis, die einen vertieften Anfang des *4* Sulcus marginalis bildet, worin der MECKELsche Knorpel des Unterkiefers genau paßt; *5* Gaumenleiste; *6* Zunge.

die Höhe und sendet sein Tuberculum praelinguale in die Fossa subrostralis media, in deren Tiefe die Naht zwischen den beiden Ossa intermaxillaria liegt; diese werden auseinandergedrängt, indem die Pars facialis nach außen weicht und den Processus praenasalis superior des Nasenflügelknorpels mitnimmt, wobei der hintere längere Abschnitt nach innen sich bewegt und das Nasenloch schließt; wird aber der Mund offen gehalten, so bleiben die Nasenlöcher starr und weit geöffnet, auch wenn man irgendeine reizende Flüssigkeit daran bringt. Die leiseste Berührung der Schnauzenspitze (z. B. am toten Frosche) wird auf diese Weise auf die Nasenflügel übertragen. Bei der Atmung kontrahieren sich nach GAUPP die Kaumuskeln und der M. submentalis (der den Winkel zwischen beiden Unterkieferhälften verkleinert), der Unterkiefer wird gehoben und gegen den Zwischen-

kiefer gedrückt. Da nach vielen Angaben der Verschluß der Nasenlöcher bei der gewöhnlichen Atmung kein ganz vollständiger ist, glaubt Gaupp, daß vielleicht der Submentalis dabei nicht tätig ist, sondern als eine Art Reservekraft erst z. B. bei den einpumpenden Lungenatmungen (s. weiter) auftritt, wo ein totaler fester Verschluß der Nasenlöcher nötig ist. — Die Oeffnung der Nasenlöcher wird nur durch den elastischen Zug der Gewebe besorgt, ohne eigene Muskeltätigkeit; doch kann hier wahrscheinlich der Geniohyoideus zur Hilfe kommen. Neuerdings behauptet Couvreur (63) wieder, daß der Nasenlöcherverschluß durch einen Sphinkter, der vom VII. Hirnnerven versorgt wird, innerviert ist; die Durchtrennung des letzteren könnte aber auch anders den Verschluß der Nasenlöcher stören, denn der M. subhyoideus wird ebenfalls vom VII. Nerven versorgt.

Wenn man (Baglioni, 20, s. aber auch schon bei Haro, 93) an den Spitzen des Ober- und Unterkiefers je einen Faden befestigt und mit diesen Fäden das Maul des Tieres offen hält, so verschwinden sämtliche Veränderungen an den Nasenlöchern, welche sonst regelmäßig die Lungenventilation begleiten.

Baglioni legt darauf das Gewicht, daß die Oeffnung der Nasenlöcher notwendigerweise eintreten muß, bevor die Verengerung der Mundhöhle vollendet ist, weil sonst bei der alsbald folgenden Erweiterung der Mundhöhle, die einen negativen Druck erzeugt, die Nasenlöcher fest verschlossen gehalten würden, so daß jeder Lufteintritt von außen verhindert wäre.

Auf der anderen Seite ist es ebenso notwendig, daß die Mundhöhle in demselben Moment, bevor die Verengerung der Mundhöhle vollendet ist, nach außen hin verschlossen wird, damit die Luft bei der inspiratorischen Verengerung der Mundhöhle nicht nach außen getrieben werden kann: dieser Verschluß wird nach Baglionis Ermittelungen von innen durch die Platten der vorderen Hyoidhörner bewirkt (Fig. 122—125). Es wird nämlich die Zunge im letzten Stadium der Inspiration gegen den Gaumen gezogen, in die Gaumenfurche zwischen den Augenbulbi hineingeschoben, wobei ein in der Zungenmitte gelegener Punkt (der sich als kleiner Hügel fast immer von der Mitte der Zungenspitze abhebt) von den Gaumenzähnen festgehalten wird, wodurch die Platten der vorderen Hyoidhörner in die Choanen gesteckt und die Nasenlöcher von innen vollständig verschlossen werden. (Owen hat schon längst, allerdings nur flüchtig, über den Schluß der Nasenlöcher „by their internal valvular folds and by the application of the tongue against their palatal openings“ berichtet.) Die Bewegung des Zungenbeins aufwärts und vorwärts, wie sie bei jeder Inspiration erfolgt, läßt sich gut beobachten, wenn man, dem Unterkieferrand folgend, eine kleine Oeffnung im Mundhöhlenboden anbringt; die Bedeutung der Gaumenzähne als Anhaltspunkte des Zungenbeins ist dabei ohne weiteres klar, indem dieselben in den krummen Einschnitt zwischen den vorderen Hörnern des Hyoidknorpels genau hineinstoßen.

Bei *Rana esculenta* ist das Hinaufziehen der Hyoidhörnerplatten schon äußerlich ganz deutlich wahrzunehmen, da bei jeder Inspiration und kurz vor der Oeffnung der Nasenlöcher die zwischen Augen und Nasenlöchern den Choanen entsprechende Hautregion nach außen vorgetrieben wird; Baglioni sieht in der mäch-

tigeren Entwicklung der Zunge und der Gaumenzähne bei dem Wasserfrosche eine Beziehung zu der bedeutenden Enge der Atemritze des Kehlkopfes, wodurch die Einpressung der Luft in die Lungen größeren Widerstand findet.

Die beiden Mechanismen des Nasenlöcherverschlusses treten während verschiedener Phasen der Mundhöhlenverengerung in Tätigkeit: im Anfange sind die Nasenlöcher durch die Nasenflügel verschlossen und im Moment, wo sich die Nasenflügel öffnen, tritt der innere Verschluß der Choanen durch das Zungenbein ein.



Fig. 122.

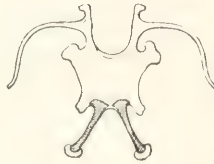


Fig. 123.

Fig. 122. Gaumenregion von *Rana esculenta*. *a* Gaumenzähne. Den sichtbaren Choanen sind die Platten der vorderen Hyoidhörner angepaßt (s. Fig 123). Nach Baglioni (20).

Fig. 123. Zungenbein von *Rana esculenta*. (S. Fig. 122.) Nach Baglioni (20).

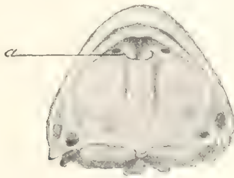


Fig. 124.

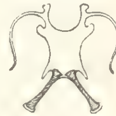


Fig. 125.

Fig. 124. Gaumenregion von *Rana temporaria*. *a* Gaumenzähne. Den sichtbaren Choanen sind die Platten der vorderen Hyoidhörner angepaßt (s. Fig. 125). Nach Baglioni (20).

Fig. 125. Zungenbein von *Rana temporaria*. (S. Fig. 124.) Nach Baglioni (20).

Baglioni (20) macht nun weiter auf die wichtige Tatsache aufmerksam, daß die Oeffnungsbewegungen der Nasenlöcher mit der Verengerung der Mundhöhle untrennbar verknüpft sind, indem bei jeder Verengerung der Mundhöhle (Inspiration) die Zunge rasch zwischen den beiden Kiefern nach vorn bewegt wird, wodurch die sehr bewegliche Spitze des Unterkiefers schnell herabgedrückt wird, während die Verengerung der Mundhöhle noch andauert — es erfolgt (s. oben Gaupp, 81) Oeffnung der Nasenlöcher. Diese sonst überaus zweckmäßige automatische Vorrichtung gerät in Tätigkeit selbst in dem Falle, wo sie keine Bedeutung hat: z. B. beim Quaken; ergreift man den Frosch mit zwei Fingern an den Flanken, so kontrahieren sich periodisch die Bauchmuskeln (und vielleicht auch der Bauchteil des M. pectoralis), die aus

den Lungen in die Mundhöhle gepreßte Luft bringt die Stimmbänder zum Schwingen; gleichzeitig mit dem Nachlassen des Druckes, welches man zwischen den Fingern fühlt, schwillt die Mundhöhle bei verschlossenen Nasenlöchern an, worauf durch eine energische Mundhöhlenkontraktion die Luft von neuem in die Lungen gepreßt wird, und zwar bei stark erweiterten Nasenlöchern; es wird dasselbe Luftquantum bei den nacheinander folgenden Quakbewegungen aus der Mundhöhle in die Lungen und zurück gepreßt.

Die Verknüpfung von Mundhöhlenverengerung (resp. der dabei stattfindenden Zungenbewegung) und Nasenlöcheröffnung scheint uns aber nicht absolut untrennbar zu sein: wir konnten (s. weiter unten) starke Verschiebungen der Luft aus den Lungen in die Mundhöhle und wieder zurück bei völlig verschlossenen Nasenlöchern beobachten; es war vielleicht dabei der Tonus der Kaumuskeln und des M. submentalis so stark, daß die Zunge die Unterkieferspitze nicht herabdrücken konnte. —

Was den Kehlkopf betrifft, so wird derselbe bei der Inspiration durch die Mm. petrohyoidei, welche den Zungenbeinknorpel heben und nach vorn ziehen, mit dem geöffneten Aditus laryngis geradezu der Luft entgegengeführt (Gaupp). Die Atemritze ist während der oszillierenden Kehlatmung dauernd geschlossen; dieser Schließungszustand wäre als normaler Ruhezustand des Kehlkopfes aufzufassen, bedingt durch die Elastizität des knorpeligen Kehlkopfes, unter gewöhnlichen Verhältnissen ohne irgendwelche Verwendung von Muskeltätigkeit (also auch nach der Durchschneidung der sämtlichen Kehlkopfmuskeln, Baglioni). Die Kehlkopfkompressoren (M. constrictor), deren Fasern sphinkterartig über dem Kehlkopfgewölbe neben und parallel der Atemritze verlaufen, würden nur für besondere Fälle berechnete akzessorische Verstärkungen vorstellen; doch Graham Browns (90) Ergebnisse bei Labyrinthexstirpationen zeugen für einen wichtigen Anteil ihres Tonus an der normalen Atmung.

Die Oeffnung der Atemritze aber kommt durch die Kontraktion der Mm. dilatatores laryngis zustande, die von den platten Enden der hinteren knochigen Hyoidhörner entspringen und sich senkrecht an die Ränder der Atemritze ansetzen.

Neuerdings hat Mochi (137—139) die Atembewegungen des Kehlkopfes von hinten eingehender untersucht, nachdem er den Frosch mittels eines an der Höhe der Schulterspitze geführten Schnittes in zwei Hälften geteilt und an der Kopfhälfte sämtliche Eingeweide samt den Lungen abgetragen hatte. Bei der Aspiration wird der Kehlkopf bei zugeschlossenem Aditus laryngis stark nach hinten zurückgezogen; nachher bewegt er sich, zugleich mit Eröffnung der Atemritze, nach vorn und zwar über den Ausgangspunkt hinaus; dann erfolgt — während noch der Aditus offen bleibt — eine Rückbewegung in die ursprüngliche Lage, worauf die Atemritze verschlossen wird. Bisweilen sind aber diese Bewegungen des Kehlkopfes nicht so umfangreich, wobei auch die Dauer der Oeffnung der Atemritze kürzer ausfällt. (S. auch Abschnitt über die Aenderungen der Lungenventilationen und über die Beziehung des Gehirns zu den Atembewegungen. Anatomische Orientierung bei Wilder, 203; Göpfert, 89.)

Nach den geschilderten Verhältnissen ist also die Mundhöhle gleichsam als Motor (Druckpumpenmechanismus) zwischen die Luft und die Lungen eingeschaltet (Gaupp, 81); sie besorgt die aktive Inspiration, welche bei den höheren Tieren die Brusthöhle verrichtet. Jede künstliche Oeffnung, welche die Mundhöhle in dauernde Verbindung mit der äußeren Luft bringt, stört die Lungenventilation dadurch, daß die Inspiration vereitelt wird. Hält man das Maul des Tieres offen (Baglioni, s. oben), so verschwinden gewöhnlich die Kehlbewegungen und die hin und wieder stattfindenden Versuche zu Inspiration sind ohne Erfolg: nach einem leichten, oft kaum bemerkbaren Herab- und Zurückziehen des geschlossenen Kehlkopfes öffnet sich plötzlich der Aditus laryngis und alsbald, nach einem kurzen, aber immer deutlichen Zeitintervall, verengert sich die ganze Mundhöhle; unter der Mundhöhlenschleimhaut treten jederseits wie zwei gespannte Seile die sich kontrahierenden Mm. petrohyoidei hervor, der geöffnete Kehlkopf wird nach vorn und oben gezogen, darauf schließt sich der Aditus laryngis und nunmehr zieht sich der geschlossene Kehlkopf wieder in seine normale Ruhelage zurück; während der Verengerung der Mundhöhle wird die Zunge sehr deutlich nach vorn und oben gezogen.

Dem ersten Moment der Kehlkopföffnung entspricht die Exspiration (Einziehung der Flanken). Aber bei geöffnetem Maule erfolgt keine inspiratorische Wiedervorwölbung der Flanken; es ziehen sich demnach die Flanken bei jedem folgenden erfolglosen Atmungsakte anfangs sehr schnell, später etwas langsamer immer mehr und mehr bis zur äußersten Grenze ein, so daß die Lungen schließlich fast gänzlich entleert sind. Die Nasenbewegungen, welche durch die Unterkieferbewegungen bedingt sind (s. oben), verschwinden allerdings vollständig. Werden die Kiefer wiederum geschlossen, so beginnen von neuem die Nasenlöcherbewegungen und durch energische „einpumpende“ Bewegungen werden die Lungen bald wieder gefüllt, indem das aspirierte Luftquantum sich zu dem exspirierten addiert.

Um die Bedeutung der Mundhöhle für die Inspiration zu demonstrieren, hat schon Panizza die Trommelfelle abgeschnitten, wonach sich die Lungen fast nicht mehr füllen, ja im Gegenteil allmählich entleeren; aber nach Verstopfung der Oeffnungen mit den Fingern genügen schon zwei Druckbewegungen der Kehlgegend zur Lungenfüllung. Bedeckt man (Baglioni, 20) die eine Tuba Eustachii nach Entfernung des Trommelfelles mit einer Seifenlösung, so erhält man ein sehr treues Abbild der Druckveränderungen in der Mundhöhle an der Seifenblase. Einen anderen brauchbaren Indikator der normalen Druckveränderungen in der Mundhöhle erhält man, indem man den einen Augenbulbus von außen her exstirpiert und die Bewegungen der Mundschleimhaut am Boden der Orbita beobachtet. Siehe auch schon Panizzas Versuche über die Füllung des Darmes mit Luft nach vollständigem Glottisverschluß.

Ueber die Bedeutung der Nasenlöcherverschlußmechanismen haben wir oben berichtet. Durch einen „künstlichen Untermund“ (Baglioni, s. aber auch schon bei Haro, 93, und Panizza, 149) kann man sehen, daß jede Oeffnung der Atemritze mit der Schließung der Nasenlöcher zusammenfällt (s. aber weiter unten). Nach Abschneiden der Nasenflügel tritt bald eine Einziehung der Flanken ein, ohne daß sich dieselben wieder zu ihrem ursprünglichen Stande vorwölben; eine vollständige Entleerung der Lungen tritt deshalb nicht ein, weil infolge des inspiratorischen Verschlusses der Choanen durch die Zungenbeinhörner immer ein gewisses Luftquantum wieder durch die Inspirationsbewegungen der Mundhöhle in die Lungen

gepreßt wird. Die passive Mundhöhlenerweiterung aber verschwindet, und da in jeder Exspiration die Luft durch die Nasenlöcher entweicht, wird die einpumpende Atmung (d. h. sukzessive Vermehrung des Luftquantums in den Lungen) verhindert.

Der äußere Nasenverschluß kann verschiedene Grade aufweisen, womit unter anderem auch die wichtigen Abänderungen des Lungenatemrhythmus in Beziehung stehen („ventilierende, einpumpende oder aufblähende, entleerende“ Lungenatmungen usw.).

Panizza hat den hermetischen äußeren Nasenverschluß eines untergetauchten Frosches so nachgewiesen, daß er nach Entfernung der Zunge das Tier in Ferrocyankaliumlösung hielt und dann nach Betupfung der inneren Nasenöffnungen mit Eisenchloridlösung keine Spur von Blaufärbung sicherzustellen vermochte. Wenn man künstlich die Nasenlöcher mit Wachs verstopft (Baglioni), so wird nach der Inspiration das geringe in der Mundhöhle übriggebliebene Luftquantum bei jedem Aspirationsversuche von dem vorderen nach dem hinteren Abschnitte desselben und wieder umgekehrt verschoben (der vordere Teil der Kehlhaut hebt und senkt sich rhythmisch, der hintere bewegt sich im entgegengesetzten Sinne). Bei der Lungenventilation wird immer dieselbe Luft zwischen Mundhöhle und Lunge gewechselt. — Dann öffnet der Frosch von Zeit zu Zeit das Maul (bei geschlossener Atemritze), wodurch sich die Mundhöhle wieder mit Luft füllt; die Folge davon ist, daß die nachfolgenden Inspirationen die Lungen immer mehr expandieren, das Tier ist bald von Luft geschwollen (denn die Entleerung der Lungen ist schwierig, da die Atemritze beim geöffneten Maule verschlossen bleibt und sich erst nach Schließung desselben wieder öffnet). In der Norm wird nämlich die Atemritze bei der Schließung der Nasenlöcher, d. h. bei der Schließung des Maules, geöffnet, welche beide Erscheinungen reflektorisch fest verknüpft sind (Baglioni, s. weiter).

Wir haben zuweilen (wie schon angeführt) ohne irgendwelche künstliche Beeinflussung einen dauernden spontanen Verschluß der Nasenlöcher gesehen (ein vor denselben gehaltenes Federchen zeigte bei den mächtigen Kehl- und Flankenexkursionen keine Lufströmung); es wurde also der Lungeninhalt abwechselnd aus- und wieder eingepreßt. Dasselbe Verhalten konnte auch bei untergetauchten Fröschen wahrgenommen werden, wo allerdings der Verschluß reflektorisch bewirkt wurde (s. darüber auch im Abschnitte über die Abänderungen der Lungenatmung).

In Graham Browns (90) Versuchen, wo ähnlich wie bei Burdon-Sanderson (45) Luftdruckänderungen in der einen Lunge während der Atembewegungen registriert wurden, ließ sich deutlich beobachten, daß während der Exspiration die Nasenlöcher verschlossen oder nur wenig geöffnet sind, denn der Druck wird niemals mit dem atmosphärischen ausgeglichen.

Bei Couvreur (63) finden wir eine eingehendere Berücksichtigung der Druckänderungen, sowohl in der Mund- als auch der Lungenhöhle. Er hat da auch die von Wedenskij (195) hervorgehobenen Atemtypen mit seiner Druckregistrierung aufgezeichnet. Die Frage, ob die Exspiration durch eine aktive Lungenkontraktion oder allein durch die Elastizität der Lungen bewirkt wird, entscheidet er im letzteren Sinne.

Graham Brown hat auch die Möglichkeit einer Beteiligung der Lungenmuskulatur an der Exspiration erwogen; für eine solche könnte das schwache Steigen des Luftdruckes kurz vor der Leerung der Lungen angeführt werden, welches zuweilen registriert wurde, aber in Anbetracht des kleinen Betrages desselben und der Abwesenheit einer deutlicheren Erhaltung des Druckes bei der Glottiseröffnung wäre diese Betätigung ganz unbedeutend.

Graham Brown hat auch bei reflektorischen Reaktionen in derjenigen Phase, in der die Luft in den Lungen abgeschlossen bleibt, ein schwaches Steigen und Fallen des inneren Luftdruckes beobachtet, und zwar auch bei vollkommener Bloßlegung der Lungen: es ist wahrscheinlich, daß sich da die glatten Lungenmuskeln kontrahieren und dann erschlaffen. — S. auch bei Gaupp.

Königstein (112) schätzt ebenfalls den möglichen Anteil der Lungenmuskulatur an der Exspiration schon wegen der Langsamkeit der Kontraktion für sehr gering. Da nur die Alveolen respiratorischen Bau besitzen, während der Binnenraum nur der Aufbewahrung und Leitung der Luft dient, könnte man annehmen, daß das Muskelbalkennetz, welches zwischen den luftführenden Binnenraum und die peripher angeordneten Alveolen eingeschaltet ist, durch seine Kontraktionen den Binnenraum verkleinert und bei geschlossenem Aditus die Luft in die Alveolen einpreßt.

Nach Verhinderung der Lungenfüllung [z. B. durch Vagotomie, s. weiter unten, oder nach vollständigem Glottisverschluß, s. schon bei Haro (93) und Panizza (149), oder nach Exstirpation der Lungen, s. z. B. Marcacci (127)] wird durch die angestrengten Inspirationsbewegungen der Magen, ja der Darm gefüllt und die Luft kann sogar durch den After entleert werden; Marcacci hat diesen Umstand sogar für zweckmäßig erklärt, indem dadurch der Gaswechsel gefördert werden soll: er hat Tritone monatelang in diesem Zustande am Leben erhalten, es sollen da bis 15 „Exspirationen" in 1 Stunde vorkommen.

Obwohl der Mechanismus der Inspiration einen möglichst völligen Verschluß der Mund-Pharynxhöhle zur Voraussetzung hat, kann doch auch nach weitgehender Eröffnung derselben eine merkliche Lungenfüllung zustande kommen: dies hat schon Haro (93) nach Eröffnung des Mundbodens bei herabhängender Zunge (welche die inneren Nasenlöcher überhaupt nicht erreichen konnte) angegeben; Panizza (149) erkennt bei dauernd offen gehaltenem Munde nur ganz schwache Füllung der Lungen an. v. Wittich (214) bemerkt, daß bei seinen dicht vor den Trommelfellen dekapitierten Fröschen trotz sichtlicher Behinderung der Lungenfüllung die durch wiederholtes reflektorisches Quaken ganz entleerten Lungen nach einiger Zeit wiederum deutlich aufgebläht gefunden wurden. Knoll (110) gibt an, daß auch bei offenem Munde sich an einer durch eine Kanüle mit der Lunge verbundenen Mareyschen Kapsel ein Volumwechsel bei der Atmung nachweisen läßt; derselbe soll nicht etwa durch Kontraktion und Relaxation der Lungenmuskulatur bewirkt sein (s. noch etwas weiter unten), sondern durch Druckveränderungen in der Leibeshöhle, welche bei den Bewegungen des wie der Stempel einer Pumpe in der vorderen Brustapertur hin und her gehenden Kehlkopfes und den Kontraktionen des bei tiefen Atembewegungen in Tätigkeit tretenden M. obliq. abd. int. zustande kommen (welch letzterer sich in der vorderen Brustapertur kuppelförmig über die Lungen wölbt und von den Anatomen — Eckert — geradezu als zwerchfellartig bezeichnet wird, s. p. 722). In gewissem Maße könnten auch die an sich allerdings schwachen Schnappbewegungen am Aditus laryngis an der Luftaufnahme beteiligt sein.

Es würde zu weit führen, die Geschichte der Entwicklung der Ansichten über die Atembewegungen der Amphibien und insbesondere der Lungenatembewegungen eingehend zu schildern. Der Schluckatemmechanismus wurde in der Hauptsache schon von Swammerdam (1667), Malpighi (1687), Morgagni (1719), Laurenti erkannt (s. auch Gaupp, 83), nachher hat sich Townson (189) große Verdienste um eine genauere Erkenntnis des komplizierten Lungenatemaktes erworben (s. p. 719); s. auch Treviranus (190, der allerdings noch die Kehlatmungen für schwache Lungenatmungen hielt, bei denen nur wenig Luft in die Lungen gelangen sollte). Haro (93) hat es versucht, „les mouvements de déglutition" bloß als „un jeu de la nature qui cache un mode régulier de fonction sous des apparences anormales" zu schildern, wogegen er die Ausatmung auf die Weise erklärte, daß durch Muskeltätigkeit das distale Ende des Sternums gegen die Wirbelsäule herabge-

drückt und so durch den Druck der Knorpelplatten die Lungen entleert würden, worauf nach Erschlaffung der Muskeln die Rückbewegung der Sternumspitze und Lufteinsaugung zustande käme; besonders bei den Salamandern schien ihm die Rolle der (hier besser entwickelten) ventralen Muskulatur in dieser Hinsicht klar zu sein. Die von Panizza (149) ausgeführten Operationen haben aber erwiesen, daß Haro diese Bedeutung der Sternalbewegungen stark übertrieben hat; es muß aber hervorgehoben werden — worüber auch bei Heinemann (94), Martin (129), Gaupp (81) nachzusehen ist — daß wenigstens bei starken dyspnoischen Atembewegungen in der Tat das distale Sternumende der Wirbelsäule genähert wird, worauf wohl Haros Behauptung gegründet war; über weitere Versuche Panizzas haben wir schon oben berichtet. — Bei P. Bert (28) ist die ältere Literatur teilweise berücksichtigt und der Lungenatemakt in drei Phasen eingeteilt (vermittels graphischer Registrierung): 1) Einsaugen der Luft durch geöffnete Nasenlöcher bei geschlossener Glottis durch die „inspiratorische“ Senkung der Kehle. 2) Exspiration aus den Lungen, Einstellung der Senkbewegung der Kehle (durch geöffnete Nasenlöcher wird etwas Luft nach außen entleert — diese Beobachtung ist richtig, da in der Tat oft die Nasenlöcher bei der Lungenatmung sich nicht völlig schließen und öffnen, sondern nur verengern und erweitern). 3) „Exspiratorische“ Hebung der Kehle, Inspiration in die Lungen und Schließen der Glottis (etwas Luft dringt durch die verengten Nasenlöcher nach außen — s. unsere Bemerkungen zur Phase 2).

Der Mechanismus der sogenannten Kehloscillationen (Kehlatembewegungen).

Neben den komplizierten Lungenatembewegungen, bei denen eine starke Bewegung des Bodens der Mundpharynxhöhle den wesentlichen Teil ausmacht, treten in der Regel schwächere, aber dafür öftere (Fig. 126) — deswegen auch als „Kehloscillationen“ bezeichnete — Senkungen und Hebungen des Mundbodens auf, welche durch die mehr oder minder völlig geöffneten Nasengänge Luft aspirieren und wieder herauspressen, während distalwärts die Pharynxhöhle verschlossen bleibt. Die zeitlichen Verhältnisse dieses Atemrhythmus und seine Beziehung zu dem Lungenatemrhythmus werden weiter unten abgehandelt; an dieser Stelle beschränken wir uns nur auf den Mechanismus dieser Kehlatembewegungen.



Fig. 126. Registrierung der Mundhöhlenkurve von Wedenskij (195). Von rechts nach links zu lesen. Zwischen den hohen Lungenatmungen treten die Kehloscillationen *Os* auf.

Als Motoren dieser Oscillationen sind zum Teil dieselben Muskelkräfte tätig. welche gelegentlich des Druckmechanismus beim Lungenatemakte in vorigem Abschnitte besprochen wurden; allerdings genügen hier wohl in der Regel als Aspiratoren die Mm. omohyoidei und sternohyoidei, als „Exspiratoren“ vielleicht nur die wichtigsten an der Lungeninspiration beteiligten Muskeln, die Mm. petrohyoidei (Gaupp, 81); es können aber auch elastische Kräfte in den beiden Phasen der Kehlatembewegung mitbeteiligt sein. Da die Amplituden der Kehlschwingungen unter gewissen Umständen, besonders aber bei einigen Anuren (*Hyla*) und Urodelen (Tritonen, lungenlose

Salamandriden), in keiner Weise hinter den bei der Lungenatmung vorhandenen zurückbleiben, wird wohl in diesen Fällen ihr Mechanismus auch mit demjenigen der „Kehlkomponente“ des Lungenatemaktes identisch sein.

Sherrington (176) hat in betreff der Kehloscillationen, deren Rhythmus er studierte, hervorgehoben, daß sie um eine Ruhelage erfolgen, so daß die Exspiratoren (Inspiratoren) wie die Aspiratoren völlig einander entsprechend tätig sind.

Während der Kehloscillationen können an den äußeren Nasenlöchern feine Schwankungen auftreten (was durch Aenderungen des Tonus der betreffenden Unterkiefermuskeln bedingt sein mag, welche bei der Schließung der äußeren Nasenlöcher in Betracht kommen, s. p. 723); die „Flanken“ verhalten sich ruhig, oder weisen höchstens feine, wohl nur passiv durch die Verschiebungen des Hyoidapparates bedingte Schwankungen auf; die Druckänderungen in der Mund-Pharynxhöhle sind von sehr geringem Umfange, so daß auch an den Trommelfellen und Augen keine auffälligeren Verschiebungen vorkommen. Ueber die dabei stattfindenden Druckänderungen in den Lungen s. weiter unten.

Die Kehloscillationen werden oft auch nach Verstopfung der Nasenlöcher (und zwar bei verschlossenem oder halbgeöffnetem Maule) vollführt (Baglioni, 20). Wir haben sie bei der Erholung aus schwerem Erstickungszustande bei ganz offenem Munde oft beobachtet.

Respiratorische Bedeutung der Kehloscillationen (Kehlatembewegungen).

Diese kommt in zweierlei Richtung in Betracht: einerseits in der Vorbereitung der Atemluft für die folgende Lungeneinatmung — worüber der folgende Abschnitt handelt — andererseits in der Förderung des Gaswechsels der Mund- und Pharynxhöhle durch den beständigen Wechsel ihres Luftinhalts.

Ueber die Buccopharyngealatmung der Amphibien hat Winterstein in diesem Teile des Handbuches p. 213 ff. Bericht erstattet; Babák (16) hat neuerdings die ganze Frage im Zusammenhange mit einem systematischen Vergleiche der Kehl- und Lungenatembewegungen behandelt. Es scheint zuerst Heinemann (94, 95) daran gedacht zu haben, daß es sich bei den Kehloscillationen um spezielle im Dienste der Mundhöhlenatmung stehende Atembewegungen handeln könnte, während Wedenskij (195), aus allerdings unzureichenden Gründen, diese Bewegungen aus der Reihe der Atemeinrichtungen entschieden ausgeschlossen haben wollte (s. darüber Babák, 16). Auch sonst wird oft nur von den Lungenventilationen als den „wahren“ oder „eigentlichen“ Atembewegungen gesprochen (s. Langendorff, 115; Aubert, 5, u. a.).

Bei der Erwägung der Rolle der oropharyngealen Atmung kann man am besten von den lungenlosen Salamandriden ausgehen, wo einerseits die am besten entwickelte respiratorische Anpassung der Mund-, Pharynx- und sogar der Oesophagusschleimhaut (insbesondere auch des Gefäßsystems), andererseits die frequentesten und größten Kehlbewegungen angetroffen werden; allerdings muß man anerkennen (s. insbesondere Lapicque und Petetin, 120),

daß auch in diesem Falle die buccopharyngeale Atmung in ihrer Bedeutung in dem Gesamtgaswechsel nicht größer zu sein braucht, als die Hautatmung (s. auch Wilder, 205 und den spez. Teil). Die Erhaltung und sogar weitere Ausbildung des Kehlatemrhythmus nach Verlust der Lungen läßt sich nicht anders begreifen, als in dem Sinne, daß es sich um einen teilweisen Ersatz der verloren gegangenen Lungenatmung handelt. Ein direkter Nachweis für den Anteil der buccopharyngealen Atmung an dem Gesamtgaswechsel ist allerdings nicht erbracht (s. Winterstein, p. 213 und Babák, 16); es hat auch schon Ficalbi (75) gegen Marcaccis (127) weitgehende Hervorhebung ihrer Wichtigkeit andere Versuchsergebnisse vorgelegt; wenn allerdings Ficalbi (leider besitze ich nicht das Original seiner Arbeit) nach Abschneidung des Unterkiefers die Frösche längere Zeit überleben sah, als nach Verstopfung der Mundhöhle, und daraus schließt, daß in dem letzteren Falle die Versuchstiere nicht so sehr durch Erstickung, als vielmehr durch reflektorischen Zentrenshock zugrunde gehen, so muß eingewendet werden, daß nach Entfernung des Unterkiefers zwar die Atemoscillationen vereitelt sind und ein Teil der Mundschleimhaut entfernt ist, aber doch noch eine über die große Gaumenoberfläche ausgedehnte Atemfläche bestehen bleibt. Wir haben neuerdings viele Versuche ausgeführt, um die Ausgiebigkeit der oropharyngealen Atmung abzuschätzen. So z. B. wurden die Atemritzen zusammengenäht und so die Lungenatmung ausgeschlossen; nachher blieb ein Teil dieser Tiere sonst unberührt; den anderen aber wurden die Nasengänge oder die Mundhöhle oder sowohl die Nasengänge als auch die Mundhöhle mit feuchter Watte ausgestopft (eventuell dann die Kiefer durch eine Naht zusammengebunden, um eine Entfernung der Tampone zu verhindern). Die Ergebnisse zeugten teilweise dafür, daß nach Verhinderung der oropharyngealen sowohl als auch der Lungenatmung die Frösche früher zugrunde gehen als bei alleiniger Ausschaltung der Lungenatmung, aber manche Versuche haben keine auffällige Bedeutung der oropharyngealen Atmung ergeben; es müssen noch andere Wege zur Beleuchtung dieser Verhältnisse gesucht werden, bei denen die Methode selbst nicht mit störenden Einflüssen behaftet wäre.

Neuerdings wendet sich Mochi (141) gegen die Ansicht von einer selbständigen Atemrolle der Kehloscillationen, ohne aber irgendwelche wesentlichen Gründe anzuführen; eine Atemtätigkeit der Schleimhaut der Mund-Pharynxhöhle bloß leugnen zu wollen, geht doch nicht an. Er zitiert Babáks (12) Zählungen des Kehlatemrhythmus, wonach in der Norm z. B. 30 Oscillationen auf eine Lungenventilation fallen und muß anerkennen, daß eine solche Frequenz für die bloße Vorbereitung frischer Luft für die Lungenfüllung mehr als überflüssig ist; da er die oropharyngeale Atmung schlechthin leugnet, so sieht er den Zweck dieser Atembewegungen indirekt darin, daß durch dieselben (s. auch schon bei Graham Brown, 90) der Luftinhalt der Lungen in der Inspirationspause durchgemischt wird.

Die Anschauung, daß die Kehloscillationen eine respiratorische Bedeutung haben, erhält eine Stütze durch unsere neuen Untersuchungen, bei denen wir stunden- ja tagelang bei normalen oder entgroßhirnten Fröschen in der Ruhe alleinige Kehloscillationen wahrnehmen konnten, ganz ähnlich wie es ausschließlich bei den lungenlosen Salamandriden der Fall ist. Die bisherige Unmöglichkeit, den Betrag der oropharyngealen Atmung an dem gesamten Gaswechsel

des Frosches abzuschätzen, ist wahrscheinlich damit in Zusammenhang zu bringen, daß dieser Betrag nicht sehr groß ist, so daß die Mängel der bisher angewendeten Methoden ihn verdeckt haben. Es scheint überhaupt, als ob die Lungenatmung, wenigstens bei gewissen Anuren und Urodelen, nur als akzessorischer Behelf in Betracht käme, wo größere Anforderungen an die Stoffwechselprozesse gestellt werden (bei den Lokomotionen, in höherer Temperatur usw.); es haben ja auch übrigens BOHR, KROGH u. a. (s. WINTERSTEIN in dies. Handb.) nachgewiesen, daß je nach der Jahreszeit und der Froschart die Lungen zuweilen fast keine Atemtätigkeit aufweisen. Wir wollen in dieser Hinsicht vergleichende Beobachtungen an Winter- und Frühlingsfröschen anstellen (es wird ja bei den Winterfröschen sogar die Lungenfläche stark reduziert). — Demgegenüber würde der Kehlatemrhythmus einen andauernden Atemmechanismus vorstellen.

Weiter führen wir noch KNOLLS (110) Anschauung an, daß die durch Kehlatmungen bewirkten Druckschwankungen in der Leibeshöhle die „Ventilation der Lungengefäße" begünstigen sollen.

Eine ähnliche Anschauung, daß die Kehlatembewegungen die Blutzirkulation fördern sollen, scheint KEITH (108) zu vertreten: während der Muskeltätigkeit bei den beiden Phasen der Lungenatmung wird die Durchblutung der Lungen durch den positiven Luftdruck behindert; die in der Inspirationspause zustande kommenden Kehloscillationen sollen einen negativen Druck in der Amphibienlunge herstellen und so die Blutzirkulation daselbst regulieren und beschleunigen: zu diesem Zwecke muß der Larynx verschlossen bleiben; die mehr oder minder direkte Beziehung der Insertion von Teilen des M. transversalis und rectus abdominis zu den Lungenwurzeln soll ebenfalls in diesem Sinne aufgefaßt werden. Es handelt sich also bei diesen „minor movements" um „the precursors of the normal respiratory movements of reptiles, birds and mammals".

Sehr bemerkenswert ist der Umstand, daß die Kehlatembewegungen der Landformen von Urodelen auch der Wasseratmung dienen können, worüber Näheres im Abschnitt über die vergleichende Physiologie der Atemmechanismen der Amphibien (BABÁK, 16).

Ueber die Flimmertätigkeit der Schleimhaut in den vorderen Abschnitten der Verdauungsröhre s. bei GAGE, 80; MAURER, 133; MAYER, 135; WINTERSTEIN; der letztere Autor bezweifelt ihre respiratorische Bedeutung.

Beziehung zwischen Kehloscillationen (Kehlatembewegungen) und Lungenatembewegungen vom Standpunkte der Lungenrespiration.

Die Kehloscillationen besitzen ohne Zweifel eine wesentliche Bedeutung für die Lungenatmung, obwohl ihnen nebstdem auch eine selbständige Atemrolle zukommt (s. den vorigen Abschnitt). Die Einschaltung einer, mehrerer oder vieler Kehlatembewegungen zwischen zwei Lungenatmungen ermöglicht, daß die Durchlüftung der Lungen ausgiebiger vor sich geht: da nämlich ein Gemisch der durch die zuletzt vorhergehende Kehlatembewegung von außen aspirierten und der bei der folgenden Lungenatmung exspirierten Luft in die Lungensäcke inspiriert wird, wird durch die Kehlatembewegungen für die Verbesserung der Atemluft gesorgt, mit welcher die Lungen gefüllt werden.

Wenn wir uns einen ununterbrochenen Lungenatemrhythmus vorstellen, in den keine Kehlatembewegung eingeschaltet würde, so daß die in einem gegebenen Augenblicke inspirierte Luft im folgenden exspiriert, dann unmittelbar wieder inspiriert würde usw., wobei die Nasenlöcher durchwegs verschlossen wären, so würde daraus nach einiger Zeit Asphyxie resultieren; wenn aber nur eine einzige Kehlatembewegung zwischen zwei Lungenventilationen den Luftinhalt der Mundhöhle von außen erneuert, so wird die zweite Lungenventilation bessere Luft in die Lungen befördern. Weiter unten werden wir sehen, daß tatsächlich unter gewissen Bedingungen ein solcher ununterbrochener Lungenatemrhythmus auftauchen kann. z. B. bei der Erholung der Frösche (*Rana*, *Hyla*) von einer Sauerstoffmangelparalyse (aber auch bei sonst normalen aber stark gereizten Versuchstieren, s. auch weiter bei Mochi, 141), oder bei vollständig untergetauchten Fröschen, oder auch bei Oblongatafröschen. In dem ersten Falle handelt es sich um eine durch Erstickung erhöhte Reizbarkeit und Tätigkeit des Lungenatemzentrums: in der Tat sehen wir, daß erst dann die Frequenz des Lungenatemrhythmus vermindert wird — infolge einer Versorgung des inneren Mediums mit Sauerstoff auch von den Lungenflächen aus — wenn hier und da in der Flut der Lungenatmungen zuerst isolierte, später gruppierte Kehlatembewegungen erscheinen. Im zweiten Falle mag die Transportierung des Luftinhalts der Lungen in die Mund-Pharynxhöhle und wieder zurück vielleicht eine respiratorische Bedeutung haben, indem auf diese Weise die Atemluft gründlich durchmischt und so der Gaswechsel an den Lungenflächen des erstickenden Tieres gefördert werden kann. S. auch p. 738 den Abschnitt über die Quakbewegungen.

Aber auch bei überwiegender Anzahl, ja sogar vielleicht bei ausschließlichen Lungenatembewegungen braucht doch nicht jede Erneuerung der in die Lungen beförderten Atemluft ausgeschlossen zu sein, wenn nämlich kein vollständiger Verschluß der Nasenlöcher besteht [dies hat schon P. Bert (28) richtig beobachtet; s. auch unseren Bericht, 16] oder sogar die Kieferspalte geöffnet werden kann, besonders aber bei denjenigen Modifikationen des Lungenatemrhythmus, die als „einpumpende“ oder „aufblähende“ und entleerende Lungenatmungen bekannt sind (s. den folgenden Abschnitt.)

Neuerdings hat Mochi (141) wiederum Gewicht darauf gelegt, daß „l'unità respiratoria della rana non è nè l'oscillazione del pavimento buccale nè la respirazione bucco-polmonare, bensì una serie più complicata di moli successivi“, was allerdings schon aus der geschilderten, seit lange bekannten Beziehung des Mechanismus der Kehl- und Lungenatmungen folgt.

Graham Brown (90) hat in der Inspirationspause, wo die Lungen gefüllt gehalten werden, während des Kehlatemrhythmus entsprechende schwache Oscillationen des Luftdruckes in den Lungen registriert. Dies wird durch die Verschiebungen des Hyoidapparates sekundär verursacht (es bestehen zugleich auch oft leichte Flankenoscillationen, s. p. 721). Nun, meint Mochi, könnten diese Druckoscillationen die Zirkulation der Atemluft in den Lungensäcken erleichtern und so den Gasaustausch fördern, ja er geht so weit, daß er darin den eigentlichen Zweck der in der Norm so großen Anzahl von Kehloscillationen zwischen je zwei Lungenatmungen erblickt (zur Vorbereitung frischer Luft für die nächste Lungeninspiration

würden wenige genügen, s. p. 732). — Aber die Druckänderungen brauchen noch keine erheblichen dynamischen Erscheinungen in dem Gasinhalte der Lungensäcke zur Folge zu haben. Uebrigens bestehen alleinige und hoch ausgebildete Kehlbewegungen bei den lungenlosen Salamandriden.

Abänderungen der typischen Lungenventilation.

Die typische Lungenventilation besteht nicht nur aus der Exspiration in die proximalwärts verschlossene Mund-Pharynxhöhle und unmittelbarer Inspiration aus derselben in die Lungensäcke mit folgendem Verschluß der Atemritze, sondern man muß in der Regel noch wenigstens eine Kehlatembewegung zwischen je zwei Lungenatmungen als eine Hilfsatembewegung von wesentlicher Bedeutung in dieses Bild einschließen (s. p. 733). Wenn diese Kehlatmung fehlt, liegt schon eine bedeutende Modifikation — wenn nicht des Lungenatemaktes selbst — so doch der Lungenventilation vor. Es wird dann der Luftinhalt der Lungen partiell zwischen der Mund-Pharynxhöhle und den Lungen hin und her verschoben (s. p. 734 und die Quakbewegung).

Die Lungenventilation der landlebenden Urodelen und Anuren weist gewisse weitere wichtige Abänderungen auf, welche schon Wedenskij (195) eingehend beschrieben hat (Fig. 127 u. 128). Als „ventilierende" Lungenatmungen faßt er diejenigen auf, bei denen die Exspiration und Inspiration, was die Volumverhältnisse der bewegten Luft betrifft, annähernd gleich sind, gegenüber den „einpumpenden" Lungenatmungen, bei denen die nacheinander folgenden Inspirationen größer als die zugehörigen Exspirationen sind, und den „entleerenden" Lungenatmungen, bei denen das umgekehrte Verhalten vorliegt. Es handelt sich da also schon um ganze abgeänderte Gruppen von Atemakten, über deren Regulationsverhältnisse in dem Abschnitte über die Atemzentrentätigkeit weiter berichtet wird. Wedenskij hat diese verschiedenen Arten der Lungenfüllung dadurch zu erklären gesucht, daß er auf die verschiedenen Zeitpunkte der Glottiseröffnung in Hinsicht auf die übrigen Phasen des Atemmechanismus Gewicht legte.

Bei der „ventilierenden" Atmung wird angeblich die Atemritze kurz vor dem Emporsteigen des Mundhöhlenbodens eröffnet (so daß von der exspirierten und mit der in der Mundhöhle befindlichen vermischten Luftmenge nur wenig nach außen entleert wird, ungefähr so viel, wie eben vorher mehr aspiriert worden war). Bei der „entleerenden" Lungenatmung soll die Exspiration gleichzeitig mit der Senkung des Mundhöhlenbodens (also wohl bei weitgehend geöffneten Nasenlöchern) stattfinden, dagegen wird bei den „einpumpenden" Lungenatmungen die Glottiseröffnung ungefähr gleichzeitig mit der Aufwärtsbewegung des Mundhöhlenbodens und mit dem Nasenverschlusse vorgenommen.

Graham Brown (90) schließt sich in seinen Ermittelungen über die Druckänderungen in den Lungen während dieser Abänderungen des Atemtypus sichtlich Wedenskijs Ansichten an: bei dem „einpumpenden" Rhythmus muß die Muskelkontraktion des Mundhöhlenbodens größer sein, als bei gewöhnlicher Atmung, so daß die Luft aus der Mundhöhle vollkommener in die Lungen ausgeleert wird; es

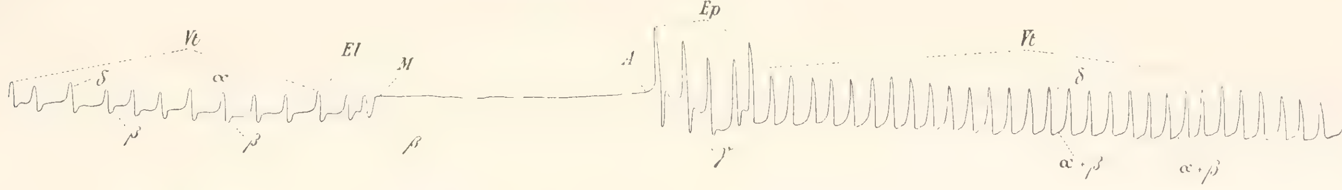


Fig. 127. Registrierung der Mundhöhlenatemkurve nach Wedenskij (195). Von rechts nach links zu lesen. *Vt* „ventilierende“ Atembewegungen, dann folgen „einpumpende“ Atmungen *Ep*, worauf das aufgeblähte Tier von *A* bis *M* Atemstillstand aufweist; eine Gruppe von Atmungen *El* führt zur „Entleerung“, dann erscheinen wieder *Vt* „ventilierende“ Atmungen. α passive Expansion der Mundhöhle ohne Mithilfe der Luft, β passive Expansion infolge des Luftüberganges aus der Lunge in die Mundhöhle, γ aktive Mundhöhlenexpansion (bei einpumpenden Bewegungen durch Mm. sterno- und omohyoídei), δ aktive Mundhöhlenkontraktion.

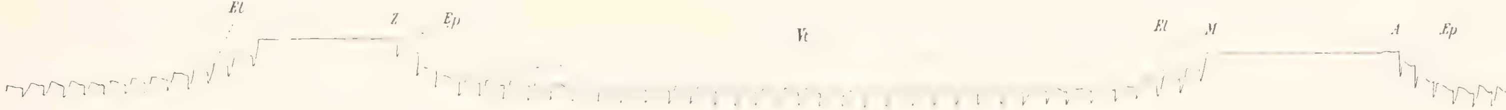


Fig. 128. Registrierung der Flankenkurve während der periodischen mit Aufblähung (und Entleerung) der Lungen verbundenen Atmung nach Wedenskij (195). Von rechts nach links zu lesen. Eine Reihe von „einpumpenden“ Atemzügen *Ep* führt zur Aufblähung der Lungen, worauf von *A* bis *M* die Atembewegungen eingestellt werden. Nachher sinken durch einige „entleerende“ Atemzüge *El* die Lungen teilweise ein und es folgt eine regelmäßige Periode von „ventilierenden“ Atemzügen *Vt*, dann durch *Ep* eine neue Aufblähung, bis *Z* die große inspiratorische Pause erscheint. Von *A* bis *Z* die Dauer einer „reinen Periode“.

scheint nach dem Verhalten des Druckes, daß das Oeffnen des Kehlkopfes und die Kontraktion der Mund- und Kehlmuskeln sich in kürzeren Abständen folgen, während bei den „entleerenden“ Atembewegungen die Pausen zwischen Oeffnen des Kehlkopfes und Schließen der Mundhöhle länger als gewöhnlich sein werden. Neuerdings scheint auch Mochi (141) die von Wedenskij ausgesprochene Ansicht zu teilen („non è improbabile che la durata respettiva della espirazione e della inspirazione dipenda anche dal momento dell'apertura e della chiusura dell'aditus ad laryngem“).

Nach Gaupp (81) und Baglioni (20) könnte man sich aber auch folgende Vorstellung über den Mechanismus bei den verschiedenen Atemtypen bilden. Bei den „ventilierenden“ Atmungen ist der „Nasenverschluß unvollkommen, und es werden auch die Nasenlöcher nicht ganz geöffnet; demgegenüber ist bei den „einpumpenden“ Atembewegungen der Nasenverschluß sehr stark, bei den „entleerenden“ sehr schwach. Uebrigens bemerkt auch Wedenskij, daß nur bei den „einpumpenden“ Bewegungen der Nasenverschluß vollständig ist.

Wir konnten oft bei ruhigem Atemgeschäft des Frosches beobachten, daß bei den Lungenatemakten die Nasenlöcher nicht vollkommen verschlossen waren: wenn wir in der Führung eines Glasröhrchens ein feines Federchen den Nasenlöchern näherten, ließ sich daran eine Schwankung bei der Inspiration und eine andere bei der Exspiration nachweisen (während bei der reinen oscillierenden Kehlatmung nur einfache Erschütterungen vorkommen). Der Tonus der den äußeren Nasenverschluß bewirkenden Unterkiefermuskeln kann je nach den Umständen verkleinert oder vergrößert werden. (Ueber Fälle, in denen wir einen lange andauernden starken Nasenverschluß beobachtet haben, so daß die Luft rhythmisch zwischen Lungen und Mundhöhle hin und her verschoben wurde, s. p. 734.)

Nach Wedenskij werden bei den „einpumpenden“ Lungenatmungen zahlreichere Muskeln in Tätigkeit gesetzt und energischere Kontraktionen derselben bewirkt; er erwähnt insbesondere die Mm. sternohyoidei und omohyoidei sowie genioglossi als Hilfskräfte der Aspiration; in Fällen, in denen die „einpumpenden“ Bewegungen sehr energisch sind, beteiligen sich an der Atmung noch die Kopfheber, sowie die Muskeln, welche die Augen in ihren Höhlen hin und zurück bewegen, endlich gesellen sich noch die Bewegungen des Luftschnappens dazu. Auch die Flankenkontraktionen sollen da verstärkt auftreten, und zwar um so näher den Mundhöhlenkontraktionen, je energischer die „einpumpenden“ Bewegungen sind.

Die reinen Typen der „entleerenden“ und „einpumpenden“ Lungenatmungen werden nach Wedenskij nur selten angetroffen, meist stößt man auf Uebergangsformen von ihnen zu den „ventilierenden“ Respirationen.

Knoll (110) hat, da jede „ventilierende“ Lungenatmung eigentlich zugleich eine „einpumpende“ ist, vorgeschlagen, statt von „einpumpenden“ im Sinne Wedenskijs von „aufblähenden“ zu reden, was in der Tat dem Sachverhalte besser entspricht. Er bemerkt auch, daß man bei den aufblähenden Bewegungen ein charakteristisches Verhalten des Kehlkopfes wahrnehmen kann: der Kehlkopf wird bei geschlossener Glottis zuerst in gedehnter Bewegung sehr stark zurückgezogen, steigt dann sehr stark und jäh vorwärts,

öffnet sich erst im Verlaufe der letzteren Bewegung und kehrt dann geschlossen zur Ruhelage zurück; es wird dadurch das Ueberwiegen der Inspiration bedingt. Bei Bloßlegung der Lungen innerhalb des M. obliq. abd. int. sieht man, daß sich dieser Muskel bei den aufblähenden Atmungen kräftig zusammenzieht und hierdurch die starke, gedehnte Rückwärtsbewegung des Kehlkopfes bedingt, in der das wesentlichste Unterscheidungsmerkmal gegenüber der ventilierenden Atmung zu erblicken ist. Doch erkennt auch Knoll an, daß es Uebergangsstufen zwischen ventilierenden und ausgesprochen aufblähenden Lungenatmungen gibt. Bei den angestrengten aufblähenden Atmungen kommt es auch (s. schon oben) zu einem Zurückziehen der Bulbi gegen die Mundhöhle, Heben des Kopfes und der vorderen Extremitäten, ab und zu auch zu schnappenden Kieferbewegungen (insbesondere nach künstlichem Glottisverschluß — sehr schön auch in leicht auszuführenden Versuchen, in denen wir feine Glasröhrchen in die Nasengänge einschoben, so daß eine dauernde Kommunikation der Mundhöhle mit der Atmosphäre bestand).

Die „Schrei"-Bewegung ergibt sich durch gleichzeitige Eröffnung der Glottis und der Mundspalte (also Dissoziation der sonst üblichen Verknüpfung der Eröffnung der Atemritze und des Mundverschlusses), s. bei Mochi (141).

Ueber die Quakbewegungen.

Die Quakbewegung, bei der zugleich eine mehr oder minder deutliche Stimmäußerung stattfinden kann, interessiert uns hier nur vom Standpunkte ihres Mechanismus: es handelt sich gleichsam um eine Abänderung der Lungenatembewegung. Es wird da die Luft aus den Lungen mit großer Kraft in die proximal verschlossene Mund-Pharynxhöhle exspiriert, um unmittelbar nachher wieder gewaltsam inspiriert zu werden, was sich oft rhythmisch wiederholt. Siehe übrigens schon oben (p. 725).

Ohne Lautäußerungen hat Babák (16) einen im wesentlichen ganz übereinstimmenden Bewegungskomplex hier und da bei Fröschen unter, soweit es sich nachweisen ließ, ganz normalen Bedingungen zustande kommen sehen, außerdem auch bei der Erholung aus der Sauerstoffmangelparalyse, sowie zuweilen bei Anuren und Tritonen, die im Wasser eingeschlossen waren. In der Luft könnte dabei durch nicht vollständig geschlossene Nasenlöcher etwas Luft exspiriert und aspiriert (sowie inspiriert) werden, während es sich im Wasser um eine Förderung des Gaswechsels in den Lungen vermittels Durchmischung der Atemluft handeln könnte.

Eine spezielle Untersuchung hat Couvreur (58) dem Mechanismus der Quakbewegungen gewidmet. Die Lautäußerung (s. auch bei J. Müller nach Weiss, 197) ist auch ohne Schallblasen möglich; sie wird im Larynx erzeugt und zwar an der „unteren Glottis", obwohl auch die obere „respiratorische" Glottis dabei von Bedeutung ist, s. das Original.

Wir können an dieser Stelle nicht auf die reflektorische Beeinflussung der Quakbewegungen, auf die Beziehung des Quakreflexes zu den einzelnen Gehirnabschnitten eingehen und verweisen den Leser auf die bezügliche Literatur (z. B. Goltz, 88; Steiner, 187; Schrader, 172; Baglioni [dies. Handb., Bd. 4]).

Nur das, was Baglioni (20) anführt, heben wir hervor. Legt man eine Watteflocke auf den Rücken des Tieres, so quakt er trotz der Berührung nicht, sondern

erst, wenn man die Flocke gegen die Haut drückt. Nach der Enthäutung oder nach der Durchschneidung der hinteren Rückenmarkswurzeln sowie nach der Durchtrennung des Rückenmarkes unterhalb der Medulla oblongata verschwindet der Quakreflex, woraus folgt, daß es die Haut und keineswegs die Lungen sind, von wo aus er hervorgerufen wird. Derselbe Autor schreibt dem Quakreflex die Bedeutung eines Schutzmittels zu: es werden durch die gewaltige Exspiration die Lungen gegen eine zu hohe Drucksteigerung geschützt; weiter werden durch die Kontraktion der Bauchmuskeln die Eingeweide nach vorn gegen die Flanken gedrückt, so, daß die letzteren sich dem drückenden Körper entgegenstemmen bzw. ihn entfernen (zugleich kommt die tonische Erhebung des Körpers zustande). Das Quakgeräusch selbst soll wahrscheinlich nur eine Nebenerscheinung sein.

Die reflektorische Seite des Lungenatemmechanismus.

Schon bei v. Wittich (214) wird angeführt, daß dekapitierte Frösche (mit erhaltenen Vierhügeln), wenn während der langen Atemstillstände etwas Luft in die Lungen eingeblasen wird, eine Reihe von Atembewegungen zeigen (über die Effekte der Vagusreizung wird im folgenden Abschnitte ausführlich berichtet); der Autor hat weiter gesehen, daß nach Entfernung der Lungen, insbesondere aber auch nach Vernichtung der Erregbarkeit der Lungennerven (durch Unterbindung der Lungengefäße) diese Effekte der Aufblähungsreizung ausbleiben. Er glaubt, daß die mechanische (wenn nicht die chemische) Wirkung der Lungenluft den peripheren Reiz für die Tätigkeit des ganzen Atemapparates abgibt.

Nicht minder interessant ist v. Wittichs Angabe, daß (bei großhirnlosen Fröschen) die Kehloscillationen aufhören, wenn man die Mundhöhle durch leichtes Drücken und Streichen entleert; sie stellen sich aber augenblicklich wieder ein, wenn man mittels einer fein ausgezogenen Glasröhre die Mundhöhle mit Luft füllt; der stetige Einfluß der Luft auf die Mundschleimhaut der „dekapitierten“ Frösche scheint als peripherer Reiz jene Bewegungen des Mundhöhlenbodens auszulösen (usw.).

Auch Knoll (110) erwähnt zwei bemerkenswerte Reflexe: bei Reizung des Bodens der Mundhöhle wird (Atemstillstand und) Kontraktion der Kehlhaut, Vorwärtsbewegung des Zungenbeins und Vorwölbung der Zunge, vom Zungenrücken (besonders hinten) Rückwärtsbewegung des Kehlkopfes ausgelöst (auch nach Durchtrennung des Nervus IX); über seine Versuche mit Lungenaufblähung s. weiter unten.

Baglioni (20) hat neuerdings versucht, den komplizierten Mechanismus des Lungenatemaktes beim Frosche als eine Reflexkette klarzulegen. So bildet nach ihm Oeffnung der Atemritze und Schließung des Maules (und — s. p. 723 — die damit verbundene Schließung der äußeren Nasenlöcher) einen sehr fest verknüpften Bewegungskomplex; wenn man dem Tiere die äußeren Nasenlöcher nach Entfernung der Nasenflügel mit Wachs verschließt, so wird zuweilen das Maul geöffnet, während die Atemritze geschlossen ist, und die aufgenommene Luftmenge wird dann bei der nächsten Inspiration in die Lungen gepreßt, so daß sich die Lungen immer mehr füllen, aber die Entleerung der Lungen ist sehr schwierig, da eben bei der Oeffnung der Atemritze das Maul verschlossen wird; wenn aber das Maul auch längere Zeit geöffnet gehalten wird, bleibt wieder die Atemritze zu. Nur selten werden die stark aufgeblähten

Lungen entleert; auch wenn man das Tier im Wasser hält und reizt, vermag es nicht die Wasseroberfläche zu verlassen, da die aufgeblähten Lungen nicht verkleinert werden können. Allerdings ist diese Verkettung nicht untrennbar, aber die Trennung tritt nur selten ein: Mochi (141) sah, daß bei starken Hautreizen, chemischer Reizung des Großhirns mit Phenol usw. die Atemritze und das Maul doch auch gleichzeitig geöffnet werden können, indem der sogenannte Schmerzensschrei („Katzenstimme“) ertönt.

Ein weiterer Bewegungskomplex, der eine wichtige Rolle in dem Lungenatemakte spielt, besteht nach Baglioni (20) in der nach starker passiver Ausdehnung der Mundhöhle (wie solche bei der Exspiration erfolgt) unmittelbar zustande kommenden aktiven Emporbewegung des Mundhöhlenbodens (= Inspiration) und Wiederschließung der Atemritze. Bei starkem Druck auf die Flanken (Quakversuch, s. 738) an einem Tiere, dessen Nasenlöcher verstopft sind, erfolgt nach Hervorpressen der Luft aus den Lungen unmittelbar eine Kontraktion der verengernden Muskeln. Ueber die verschiedenen Bedingungen des Zustandekommens und der Hemmung dieses Reflexes s. bei Baglioni (20a, b).

Von der reflektorischen Verknüpfung der Exspiration und Inspiration zeugt die Beobachtung, daß, wenn man durch Spaltung der Nasenlöcher die Mundhöhle öffnet und von oben her gegen die Schleimhaut des Kehlbodens bläst, die passive („exspiratorische“) Ausdehnung der Kehlhaut eine inspiratorische Hebung derselben mit gleichzeitiger Oeffnung der Atemritze erzeugt, wodurch das Tier die Lungen immer mehr füllen kann. Bei Fröschen mit künstlich geöffnetem Maul folgt auf die Oeffnung der Atemritze eine vollkommene, wenn auch erfolglose Verengerung der Mundhöhle.

Auch Pari (150) berichtet über reflektorische Atemmechanismen des Frosches. Wird der Mundhöhlenboden passiv eingedrückt, so öffnet sich gewöhnlich der Larynx und die Luft wird in die Lungen eingepreßt; dies wird aber nicht mehr bei „paralysiertem“ (anästhesiertem?) Mundboden wahrgenommen. Beim Herabdrücken aber läßt sich nicht umgekehrt eine Luftentleerung beobachten. Man kann aber wenigstens schließen, daß der vergrößerte Luftdruck von der Mundhöhle aus die Glottiseröffnung auslöst.

Nebstdem hat Pari reflektorische Erscheinungen von den Lungen aus untersucht. Werden die Lungen entblößt, so bewirkt eine Berührung derselben keine Reflexbewegung, aber nach etwas schnellerer Zusammendrückung (mit den Fingern) wird nach einer kurzen Zeit eine plötzliche Entleerung (mehr oder minder vollständig) wahrgenommen. Drücken wir die Lunge schwach und lassen plötzlich nach, so wird unmittelbar hernach die Lunge etwas nachgefüllt. Da diese Erscheinungen nach Zerstörung des Zentralnervensystems nicht mehr zutage treten, handelt es sich wohl um Reflexe. Ihr sensibler Nerv ist der Vagus (s. weiter).

Wie Graham Brown (90) berichtet, folgt nach Zusammendrücken der Lunge ein Fallen des inneren Lungendruckes, aber unmittelbar darauf steigt derselbe wieder an und es folgt eine Periode sehr häufiger und großer Bewegungen (= wohl Lungenatmungen).

Die Bedeutung des Vagus für die Lungenatembewegungen.

Die Frage, ob auch bei den Amphibien sensible, von den Atemorganen (insbesondere den Lungen) zu den Zentralapparaten fließende Erregungen die Atembewegungen beeinflussen eventuell regulieren, ähnlich wie es für die Homoiothermen nachgewiesen wurde, ist verhältnismäßig jungen Datums.

Aber schon vor 100 Jahren hat TREVIRANUS Vagotomien bei Fröschen (leider zugleich mit Durchtrennung des für den Atemmechanismus — der Kehlmuskeln — hier wichtigen Hypoglossus) ausgeführt. Nachher hat MOREAU nach CLAUDE BERNARD (27) nach Durchtrennung der Vagi keine Aenderung der Zahl der Atembewegungen wahrgenommen. Bei HEINEMANN (94) finden wir eine gründliche diesbezügliche Untersuchung, auf die wir auch bezüglich der alten Arbeiten verweisen.

HEINEMANN (94) teilt seine Untersuchungen über die Beziehungen der Vagi zu dem Respirationsmechanismus ein in Experimente mit bloßer Durchschneidung der Nn. laryngei superiores, mit Durchtrennung der Vagi unter dem Abgange der letzteren und in solche mit beiden Operationen.

Auffallende Ergebnisse hat die zweite Operationsart ergeben, indem die Zahl der Respirationen stark verlangsamt wird und durch mächtige Inspirationen (bei heftiger Erhebung des Kopfes, länger dauerndem Schlusse der Kehle und der Nasenlöcher, sowie bei wenig ausgesprochenen Exspirationen) die Lungen bis zum Platzen aufgeblasen werden können (es pflegen sogar verschiedene Eingeweide durch den After vorzufallen); häufiger sieht man einerseits starke Abnahme der Zahl der Atemzüge, andererseits sitzen die Tiere mit eingezogener Kehle und geschlossenen Nasenlöchern einige Zeit ruhig da, um bei Erscheinen der Inspirationen anzuschwellen — die Anschwellung wird aber nicht übertrieben, sondern verschwindet ganz oder beinahe, wenn das Tier ruhig sich selbst überlassen bleibt; bei Reizung kommt sie aber wieder zustande, wobei auch die Exspirationen viel stärker vollführt werden, aber ohne die Luft genügend auszupressen. Endlich aber kommen zuweilen Fälle vor, wo die Zahl der Atembewegungen nach der Operation eher ansteigt, ähnlich wie bei Fröschen, bei denen bis auf die Nervendurchschneidung die gleiche Operation durchgeführt worden war; hierbei wird keine auffallende Abweichung des Respirationstypus beobachtet. Der Autor weist besonders auf das erwähnte häufige Vorkommen von starken Exspirationsanstrengungen hin, bei denen man an Hindernisse für das Entweichen der Luft aus den Lungen denken muß: er glaubt dies dadurch erklären zu können, daß — individuell je nach der verschiedenen Verteilung der Nerven an die Kehlkopfmuskeln — durch die Nervendurchschneidung die den Aditus laryngis öffnenden Kräfte geschwächt werden, weshalb während der jeder Inspiration vorangehenden Exspiration durch die enge Oeffnung des Aditus nicht das gewöhnliche Luftquantum ausströmen kann; erreicht nun allmählich die in den Lungen sich häufende Luft einen bestimmten Spannungszustand, so wird das Hindernis überwunden und es erfolgt eine plötzliche Abnahme der Lungenanschwellung. Sonst hält er den Atemrhythmus für unabhängig von Erregungen der peripheren Vagusenden: wenn der Kehlkopfmechanismus nicht wesentlich gestört ist, so erfolgt keine Abnahme der Zahl der Respirationen.

Die Durchschneidung der oberen Kehlkopfnerven war in keinem Falle von bemerkenswerten Folgen begleitet. Werden aber zugleich die Intestinaläste der Vagi durchtrennt, so kann das Tier seine Lungen nicht mehr füllen, weil sich der Aditus nicht mehr öffnet: völliges Aussetzen der Respiration wechselt mit gewaltigen Anstrengungen ab, wobei die Trommelfelle stark nach außen gewölbt, die Augen nach oben getrieben, die Gesichtsteile zwischen Nasenlöchern und Trommel-

fellen hervorgedrängt werden — zugleich wird oft der Kopf in die Höhe gehoben und zuweilen das Maul weit geöffnet. Die in der Mundhöhle bei der Inspiration stark zusammengepreßte Luft entweicht durch die gesprengten Nasenlöcher, zuweilen dringt sie in den Darm ein.

v. WITTICH (214) hat unmittelbar nach der Vagotomie äußerst gewaltsame „Dyspnoë" gesehen, die er aber durch mechanische Hindernisse an der Glottisspalte erklärt; werden „die Stimmbänder abgetragen", so verschwindet die „Dyspnoë"; die Frösche sitzen dann tagelang atemlos da (durch periphere Reize werden Atembewegungen ausgelöst); ein ähnliches Verhalten soll auch nach Lungenexstirpation vorhanden sein. Ueber das Hervorbringen der Atembewegungen durch Aufblähung der Lungen s. schon im vorigen Abschnitte.

WEDENSKIJ (195) sah nach Durchschneidung beider Vagi unterhalb der Abgangsstelle des N. laryngeus superior Fortfall der „entleerenden" Lungenatmungen (Fig. 129) (ähnlich wie bei den weiter zu schildernden Ausschaltungen der excitomotorischen Lungenäste des Vagus); die „einpumpenden" Lungenatmungen bewirken zuweilen eine kolossale Aufblähung, aber trotz der aktiven Flankenkontraktionen findet keine Exspiration statt, nur durch endliche passive Eröffnung der stark geschlossenen Stimmlade wird hier und da das Zusammenfallen der Lungen ermöglicht. Abweichend von HEINEMANN erklärt die Erscheinung WEDENSKIJ auf die Weise, daß es sich um die Verschiebung der Glottiseröffnung in die Zeit des Inspirationsanfanges handelt. Auch nach der Durchschneidung oberhalb des Abganges der Nn. lar. sup. wird dieses Verhalten wahrgenommen, nur daß hier die Kehlkopfmuskeln völlig gelähmtsind.



Fig. 129. Registrierung der Flankenkurve nach Durchschneidung der beiden Vagi nach WEDENSKIJ (195). Von rechts nach links zu lesen. Durch eine Reihe von „einpumpenden" Atembewegungen *Ep* wird bis zum Anfang der Pause *A* das Tier aufgebläht; nachher erscheinen *M* neue aufblähende Atembewegungen *Ep* bis zu *Z*, *A*—*Z* Dauer einer „Periode".

Außerdem hat WEDENSKIJ die Lungen exstirpiert oder dieselben künstlich entleert gehalten (nach Entleerung der Lungen und Durchschneidung der Nn. lar. sup. wurde der Larynx en masse unterbunden, oder es wurde die Mundhöhle durch Resektion der Ober- oder Unterkiefer offen gehalten): es sind da ähnlich wie nach der Vagotomie die „entleerenden" Atembewegungen fortgefallen und in langen Pausen Aufblähungsphasen erschienen. Es ist zugleich ersichtlich, daß, wenn bei erhaltenen Vagis die Lungen leer und ruhig verbleiben, ein ähnliches Bild zustande kommt wie nach der Vagotomie (mag dabei die Lunge leer oder aufgeblasen sein); ähnlicher Meinung scheint auch schon v. WITTICH gewesen zu sein. Bei MUFTIĆ (142) wird nach der Lungenexstirpation nur die außerordentliche Bewegungslosigkeit (*Salamandra maculosa*) hervorgehoben.

Um den Einfluß der peripheren Reizung der Lungenäste nachzuweisen und dabei nicht die Nn. lar. sup. in Mitleidenschaft zu

ziehen, hat Wedenskij das Lungengewebe selbst mechanisch, chemisch (NaCl), elektrisch sowie durch künstliches Aufblähen mit nachfolgender Unterbindung der Luftwege (und nach vorheriger Durchschneidung der Nn. lar. sup. oder nach vorhergehender Resektion der Ober- oder Unterkiefer) — und zwar auch vermittels indifferenter Gase — gereizt. Es wurden dabei „entleerende“ Atmungen mit mehr oder weniger vollständigem Ausbleiben der „einpumpenden“ ausgelöst, bis zu einem Tetanus der an den „entleerenden“ Atmungen beteiligten Vorrichtungen (Glottiseröffnung, Kontraktion der Mm. petrohyoidei post. und der Flanken, Nasenlöchererweiterung). Bei starker Reizung (insbesondere chemischer und mechanischer) soll aber zuerst eine Hemmung des ganzen Atemapparates zum Vorschein kommen.

Für den normalen Gang des Atemrhythmus lassen sich insbesondere die Wirkungen der Aufblähung mit indifferenten Gasen verwerten: es folgt da eine Pause mit nachfolgender Reihe entleerender Bewegungen, ähnlich wie nach der normalen Aufblähungsphase; es handelt sich um eine zeitweise erfolgende tonische Vaguserregung.

Was den N. laryngeus superior betrifft, so meint Wedenskij, daß er für „einen von den excitomotorischen Nerven desjenigen Mechanismus zu betrachten ist, welcher die Eingangsöffnung der Mund- und Lungenhöhle vor dem Eindringen fremder Stoffe schützt“. Wegen seiner Kürze sind Versuche mit elektrischer Reizung unzuverlässig; vom zentralen Stumpfe werden die Pausen verlängert, die folgenden Atmungen bekommen den Charakter von „Einpumpungen“, also werden die Atembewegungen vorwiegend inspiratorisch gefördert (bei starker Reizung erscheinen tetanische Bewegungen: Verschluß der Atemritze, der Nasenlöcher, Kontraktion des Mundhöhlenbodens, nachher eine Reihe einpumpender Respirationen).

Bei Schipiloff (170) wird nach der alleinigen Vagotomie (sowie bei anderen Ausschaltungen der afferenten Bahnen) über dauernden Verlust der spontanen Atembewegungen berichtet, s. den Abschnitt über den reflektorischen Ursprung des Atemrhythmus.

Nachher hat Knoll (110) die von Wedenskij beobachteten Folgen der Lungenaufblähung bestätigt und nach Durchtrennung der Vagi („in der Nähe des Herzens, wo sie den Bogen der Hypoglossi tangieren“) die bei Aufblähung oder Aussaugung der Lungen (s. gleich oben) zustande kommenden Atemreflexe nur abgeschwächt erzielt (die Hemmung nach der Aufblähung dauert zumeist sehr kurz und tritt bei Bestand tieferer Atmungen oft gar nicht ein). Noch unsicherer ist der Erfolg nach der Vagotomie nahe dem Schädel, doch selbst da soll es möglich sein, Hemmung schwächerer Atmungen bezw. Unterbrechung eines spontanen Stillstandes zu bewirken. Sonst beschreibt Knoll die Folgen der Vagotomie ähnlich wie Heinemann. Bei der Reizung des zentralen Vagusstumpfes (und minder ausgeprägt auch des N. lar. sup.) werden die ventilierenden Atmungen sistiert, und es folgt dauernde Zusammenziehung der Kehle, oder es wird die Kehlatmung fortgesetzt, während bei spontanem Atemstillstande das Auftreten der Respirationen bedingt wird. Mechanische Reizung von Magen und Darm bewirkt kürzeren oder längeren Atemstillstand. — Couvreur (56, 63) berichtet über Atemeinstellung (sowie

Erhebung des Mundhöhlenbodens und Flankenkontraktion) bei der Reizung des zentralen Stumpfes.

Die Vagotomie ist nach den Untersuchungen von SOPRANA (183—185) (insbesondere bei Temperaturen über 10° C) mit Störungen des Gaswechsels verbunden (s. darüber schon in diesem Teile des Handbuches p. 200). Dadurch will der Autor auch die von verschiedenen Autoren sehr verschieden angegebene Zeit des Ueberlebens der vagotomierten Frösche erklärt haben [MOREAU hat vielleicht im Winter, HEINEMANN im Sommer experimentiert; JACOBSON (107) gibt die betreffende Zeit mit 6—7 Tagen, KLUG (109) mit einigen Wochen und BIDDER sogar Monaten an]. SOPRANA hat die Vagi bei ihrem Austritte aus dem Schädel durchtrennt, worauf die Frequenz abgesunken, die Tiefe der Atmungen gestiegen ist (die Frequenzabnahme ist um so merklicher, je höher die Temperatur). Es besteht also eine kontinuierliche reflektorische Tonuseinwirkung der Vagi („wie bei den Homoiothermen"). Ueber 20° C nimmt der Atemrhythmus einen periodischen Charakter an, indem zuerst progressiv größere und wieder kleinere Atmungen auftreten, später auch Pausen, welche noch weiter sich vergrößern und die Phasen der Atembewegungen überholen; die Atemphasen werden immer kleiner und bestehen dann nur noch aus 2—3 fast gleichen Atmungen, die letzteren erscheinen endlich isoliert und hören ganz auf. Bei Abkühlung kehren die Atembewegungen in ähnlicher Reihenfolge zurück. Es handelt sich angeblich um „dyspnoische" Atmung und Asphyxie, welche bei 25° C in 5–6 Stunden zum Tode führt.

Wir wollen an dieser Stelle nur bemerken, daß solche Atemerscheinungen, wie sie eben nach SOPRANA geschildert wurden, noch gar keine Dyspnoë vorzustellen brauchen; eingehend werden wir darüber in einem der Abschnitte über die chemische Regulation des Atemrhythmus handeln. Allerdings ist es möglich, daß hier zugleich auch schon Erstickung vorliegt, doch wir vermissen den Versuch einer genauen Unterscheidung der Lungenatmungen und der höchstwahrscheinlich zugleich vorhandenen Kehlatmungen. Leider hat sich der Autor nicht einmal die von WEDENSKIJ so klar hervorgehobene Auseinanderhaltung der verschiedenen Abänderungen der Lungenatemtypen angeeignet; es ist z. B. wahrscheinlich, daß das, was er als periodische Atmung beschreibt, die auffälligen, die Vagotomie so auszeichnenden Aufblähungsphasen sind (oder wenigstens Anläufe zu solchen).

SOPRANAS Untersuchungen an vagotomierten Fröschen hat dann PARI (150) fortgesetzt, und zwar auf Grund des Zweifels an der Möglichkeit, daß sich die „Heterothermen wie Homoiotherme" verhalten würden. Wir übergehen wieder seine (unrichtigen) Ansichten über die Dyspnoë beim Frosche, auf spätere Abschnitte verweisend, und heben nur seine Ergebnisse (die größtenteils ganz einfachen direkten Beobachtungen entstammen) hervor. An erster Stelle hält er SOPRANA mit Recht entgegen, daß der letztere von regelmäßiger (Lungen-)Atmung seiner Versuchstiere spricht, während die Lungen überhaupt nicht gefüllt werden, wie man sich an den entblößten Organen überzeugen kann (sie werden in einem Monate atelektatisch). Die Flankenbewegungen leitet PARI von Schwankungen des luftgefüllten Magens ab (aber es können solche tatsächlich — aktiv bei exspiratorischen Anstrengungen, die da vielleicht nicht mehr auf-

fällig waren, p. 722, oder auch passiv — vorkommen, p. 731). Bei Temperaturerhöhung ist der Zuwachs der Atemfrequenz weit kleiner als bei normalen Tieren, was dem Ausfall der peripheren Beeinflussung der Zentren zugeschrieben wird. Ueber die weiteren Versuche mit Kohlendioxyd usw. s. in den Abschnitten über die chemische Atemregulation.

Wir müssen wieder bedauern, daß auch PARI in seinen Versuchen die Kehloscillationen von den Lungenatmungen nicht streng auseinander gehalten hat.

Weiter haben BERTI und RONCATO (31), insbesondere aber BERTI und MARZEMIN (30) vagotomierte Frösche untersucht. Solange die Tiere in der Kühle aufbewahrt werden, sollen weder bei Durchtrennung unterhalb noch oberhalb der Nn. lar. sup. auffällige Unterschiede des Atemgeschäftes gegenüber der Norm vorkommen; wo aber Lungenatmung nötig ist — in der Wärme — sollen sie „dyspnoisch“ werden, und zwar nach der Operation oberhalb des Abganges der oberen Larynxnerven weit stärker. Bei den „vagolaryngotomierten“ wird bei Erwärmung stärkere Frequenzabnahme beobachtet als bei den „vagotomierten“; bei den ersteren wird nur „oral“ geatmet, während bei den letzteren zwischen den Kehloscillationen unregelmäßig Lungenatmungen eingestreut sind, und zwar sogar zahlreicher als die Kehloscillationen. Die Lungenatmungen sollen da regellos — ventilierende, entleerende, einpumpende — (s. aber bei WEDENSKIJ) vermischt vorhanden sein; die Flankenexkursionen sind ganz deutlich, nach der Dilatation treten größere Pausen auf, ebenso nach der Retraktion; hie und da sieht man krampfhafte Entleerung und dann länger andauernde Aufblähung. Im übrigen stimmt die Schilderung mit den vorhergehenden überein.

In den von NIKOLAIDES (144, 145) (unter Registrierung in Rückenlage mit dem ENGELMANNschen Suspensionskardiographen) durchgeführten Untersuchungen über die Beeinflußbarkeit der Atembewegungen (s. auch den Abschnitt über die reflektorischen Einflüsse) finden wir ebenfalls Versuche an den Vagi.

Nach einseitiger Durchschneidung (es wird nichts Näheres angegeben) konnte keine oder nur eine unbedeutende Veränderung des Atemrhythmus verzeichnet werden. Beiderseitige Vagotomie hat verschiedene Folgen: große Gruppen von Lungenventilationen wechseln mit kleinen oder großen Gruppen von Kehlatmungen ab, oder es erscheinen große Gruppen der letzteren mit vereinzelten starken Lungenatmungen, oder es finden kaum merkbare Kehlatmungen mit seltenen außerordentlich mächtigen Lungenventilationen statt; in der zweiten Arbeit hält der Autor die seltenen, aber starken Inspirationen für das charakteristische Bild und findet so eine Uebereinstimmung mit den bei höheren Wirbeltieren nach der Vagotomie herrschenden Verhältnissen. Die Reizung des zentralen Vagusstumpfes kann die Atembewegungen verkleinern bis sogar sistieren und (besonders bei größerer Frequenz der schwächeren Induktionsströme) eine tetanische Kontraktion der Mundbodenmuskulatur, also Inspirationsstellung hervorbringen (die in der ersten Arbeit angegebene Exspirationsstellung korrigiert wohl der Autor, indem er in der zweiten Arbeit die seit GAUPPs grundlegenden Arbeiten eingeführte Nomenklatur verwendet). Mitunter erscheint auch eine Aspiration. Darin wird wiederum eine Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei höheren Wirbeltieren erblickt: die inspiratorischen und aspiratorischen Vagusfasern dienen den Lungenatmungen, während die oscillatorische Atmung durch ihre Reizung ausgeschaltet würde.

Gaupp (83) unterscheidet einen R. laryngeus longus und brevis. Der erstere gelangt von der Ventralfläche her an den Kehlkopf und teilt sich in einen R. medialis (schwächer) zum M. sphincter post. und ant. und zur Schleimhaut in der Umgebung der pharyngealen Kehlkopföffnung und des Aditus laryngis, und einen R. lateralis für den M. constrictor aditus laryngis, sphincter ant., dilatator lar., sphincter post. und zur Schleimhaut des Pharynx. Der R. laryngeus brevis innerviert den M. dilatator aditus lar. und die Schleimhaut hinter dem Aditus lar.; er anastomosiert mit einem Zweig des R. laryngeus longus. Es ist eigentümlich, daß der Verlust des N. lar. sup. (s. oben) bei seiner ausgedehnten zentripetalen und zentrifugalen Innervation so geringe Folgen nach sich zieht; teilweise wird dies durch die gleichzeitige Innervation dieser Muskelbezirke durch den N. lar. inf. erklärt; aber eine feinere Untersuchung würde ohne Zweifel größere Störungen des Atemmechanismus ergeben, als die oben mitgeteilten sind. Das große sensible Innervationsgebiet des N. lar. longus stimmt mit der oben nach Wedenskij angeführten Ansicht über seine „Schutzaufgabe“. — Sonst kommen nur noch die Rr. pulmonales in Betracht.

Der normale Atemrhythmus und seine Aenderungen bei reflektorischer Beeinflussung.

Es ist eigentümlich, daß bezüglich des normalen Atemrhythmus eines der wichtigsten Versuchstiere der physiologischen und überhaupt biologischen Laboratorien — des Frosches — bis in die jüngste Zeit hinein so unrichtige Vorstellungen herrschen konnten. In seiner zusammenfassenden Abhandlung über das Verhältnis der Kehl- und Lungenatembewegungen des Frosches und der Amphibien überhaupt hat Babák (16) gezeigt, daß dies wesentlich durch die Nichtberücksichtigung der Verschiedenheit dieser zwei Atemtypen bedingt wurde, sowie durch die weitgehende Nichtberücksichtigung der reflektorischen Beeinflußbarkeit derselben. Wenn man wenigstens diese zwei Umstände jederzeit im Auge behält, so erweist sich der Gang der Atembewegungen beim Frosch weitreichend als regelmäßig, und zugleich erkennt man, daß er auch gesetzmäßig abgeändert werden kann (ja man kann den Atemrhythmus des Frosches unter gewissen Bedingungen sogar als den feinsten Indikator der Sinnesreizbarkeit verwenden, s. weiter p. 749).

Ein in vollkommener Ruhe sitzender Frosch weist gewöhnlich ein großes Uebergewicht der Kehlatembewegungen auf; es pflegt da ein ununterbrochener Rhythmus derselben vorzukommen, während nur hie und da, sogar nur einmal in 1 Minute und oft noch weit seltener, eine Lungenventilation wahrgenommen wird; sitzt das Tier in verschlossenem Gefäße in Ruhe, so fällt auf 10 bis 50 und mehr Kehlatmungen in der Regel eine einzige Lungenventilation. Die Größe der Kehloscillationsgruppen variiert auch bei einem und demselben Versuchstiere, auch ohne erkennbare äußere Ursache (wir haben bei stundenlangen Beobachtungen zuweilen auch vollständige Einstellung der Atembewegungen überhaupt wahrgenommen, indem das Tier in einem schlafartigen Zustande verharrte). Jede Beeinflussung durch äußere Reize, sowie auch jede bei möglichster Ruhe in der Umgebung anscheinend spontan zustande kommende

Unterbrechung der Ruhelage vermehrt die Lungenventilationen; ja sogar schon die Vorbereitung zu einer Bewegung, Lokomotion usw. gibt sich oft durch Abänderungen (sogar Einstellung) der Kehloscillationen kund; nach der Bewegung wird insbesondere Vermehrung der Lungenatmungen verzeichnet; es werden die Kehloscillationsgruppen schwach oder stark verkleinert, bis auch ein ununterbrochener Lungenatemrhythmus und Abänderungen der Lungenatmungen hervortreten. Die große reflektorische Beeinflußbarkeit der Lungenatembewegungen wird schon von HEINEMANN (94) hervorgehoben. Bei v. WITTICH (214) wird angeführt, daß leichte Reize verschiedener Art die Atembewegungen vertiefen und sogar Aufblähung bedingen, und im Zustande der Atempause eine ganze Atemperiode auslösen können. (Wie wir p. 757 berichten, ist der Autor geneigt, den Ursprung des Atemrhythmus überhaupt für reflektorisch zu halten.)

GOLTZ (88) hat Atemstillstand nach Stoßreizung des Rückens und der Eingeweide (bei geschlossenen Nasenlöchern, von der Haut aus bei geöffneten Nasenlöchern) beobachtet. Auch SCHIFF (168) hat Reizwirkungen an dem Atemrhythmus untersucht. S. darüber und über SCHIPILOFF (170) im Abschnitte über den reflektorischen Ursprung des Atemrhythmus. Bei SPIRO (186, s. auch den Abschnitt über die Beziehung des Gehirns zu den Atembewegungen) wird berichtet, daß schwache (ind. elekt.) Reizung des N. ischiadicus rasch vorübergehende Beschleunigung der Atemritzebewegungen bedingt, während mittelstarke Ströme abwechselnde Perioden gesteigerter und gehemmter Tätigkeit auslösen, starke hemmend einwirken.

SOKOLOW und LUCHSINGER (182) beobachteten bei normalen Tieren ganze Stunden hindurch regelmäßige „gleich große Atmungen", sie haben aber in ihrer Arbeit nur den „Inspirationen (Schluckbewegungen) der Kehlhaut" Aufmerksamkeit geschenkt. Sonst bemerken sie, daß ein in der Ruhepause applizierter Reiz einen ganzen „Atemanfall" hervorbringt (s. schon v. WITTICH, 214).

Bei LANGENDORFF (115) wird angeführt, daß nach Unterbrechung der Blutzirkulation von der Haut aus Atemgruppen reflektorisch ausgelöst werden, in der Phase der Einzelatmungen nur ein Atemzug.

AUBERT (4, 5) hält demgegenüber die Atmung auch völlig ruhender Frösche für sehr unregelmäßig; ähnlich unseren Erfahrungen konnte er stundenlang völliges Fehlen der Atembewegungen beobachten, wobei der Kopf des Versuchstieres anscheinend im Schlafe auf der Unterlage ruhte; ein andermal saßen die Tiere aufgerichtet und wiesen alleinige Kehloscillationen auf (deren Exkursionen an- und abschwellen können); vor der Lokomotion können die Oscillationen aufhören, nach der Lokomotion sind Flanken- und Nasenbewegungen (= Lungenatmungen) zu verzeichnen, die weiter folgenden Oscillationen pflegen allmählich sich zu verringern bis sogar zu verschwinden.

WEDENSKIJ (195) glaubt eine Norm zu finden, wenn unter den Kehlatembewegungen ein periodischer Wechsel von „ventilierenden, einpumpenden und entleerenden" Lungenatembewegungen vorkommt; er beschreibt eine solche „Periode" z. B. so, daß nach einigen aufblähenden Atmungen eine Pause erscheint, dann einige entleerende, dann ventilierende und wiederum aufblähende Lungenatmungen (p. 736), mit welcher Periodik auch die Lokomotionen im Zusammenhange stehen sollen, indem sie insbesondere nach der erwähnten Pause erscheinen. Es wird bei WEDENSKIJ überhaupt dieser Beziehung zwischen den periodisch entstehenden Atemphasen und ebenfalls periodisch, oft ganz regelmäßig vorkommenden Lokomotionen zuletzt ein spezieller Abschnitt gewidmet, der großes allgemein-physiologisches Interesse besitzt (s. das Orig.).

In der vermeintlichen „Ruhe“ waren allerdings Wedenskijs Versuchstiere stark gereizt, wie insbesondere die Aufblähungsperioden beweisen; bei der angewendeten Registriermethode und den sonstigen Manipulationen konnte dies nicht anders sein.

Ueber spezielle Reizungsversuche gibt der Autor an, daß schwache sensible Reizung im Ruhezustande des Atmungsapparates (dazu rechnet der Autor wohl auch den Kehlrhythmus!) eine einzige Atembewegung (d. h. Lungenatmung) oder eine Reihe derselben bewirkt, mit Verstärkung des Reizes nehmen diese immer mehr den Charakter der „Einpumpung“ an; ist der Atmungsapparat im Gange, so wird bei schwacher Reizung Belebung der Respirationstätigkeit, bei stärkerer zuerst eine Verzögerung oder Stillstand beobachtet. Es wird im ganzen eine Uebereinstimmung mit den Reizungseffekten der Vagi gefunden, was die Entwicklung des Stillstandes betrifft.

Wenn sich die Vagi in tonischer Erregung befinden (bei mechanischer oder chemischer Reizung der Lungen), so löst die sensible Reizung (mechanische der Haut, elektrische des N. ischiadicus) zunächst einen Atemstillstand oder Verzögerung der Atembewegungen aus, darauf eine Verstärkung der vorher vorhandenen Respirationen ohne Veränderung ihres Typus, bei schwächerer Vaguserregung und bei größerer Pausenbildung fördert sie die Entleerungsbewegungen. Nach doppelseitiger Vagotomie entspricht bei dem aufgeblasenen Frosche der Erfolg der sensiblen Reizung dem Reizeffekte der Nn. lar. sup. (Verschließen der Stimmlade, Verengerung der Nasenlöcher, Kontraktion der Mm. petrohyoidei).

Während der Pause bewirken bei den vagotomierten Tieren einzelne Reizungen der sensiblen Nerven eine gleichmäßigere Verteilung der Atembewegungen, ein starker Reiz aber, der sofort eine Reihe von „einpumpenden“ Bewegungen auslöst, bedingt, daß die Eintrittszeit der neuen einpumpenden Bewegungen in die Länge gezogen wird. Je näher der Moment der Reizung dem Ende der Phase liegt, um so leichter werden Atembewegungen ausgelöst. Es läßt sich also ein deutliches Schwanken der Erregbarkeit des Atemzentrums nachweisen.

Knoll (110) hebt nebst den atemauslösenden Wirkungen schwächerer Reize die unmittelbar hemmende Wirkung der schmerzhaften hervor, worauf erst eine Vertiefung der Atembewegungen entsteht. Von der Schnauzengegend und Nasenschleimhaut aber wird (ähnlich wie bei den Säugetieren) ein verschieden langer Atemstillstand hervorgerufen; nachher beginnen wieder die Kehlatmungen, später die ventilierenden und aufblähenden Lungenatembewegungen; beim Untertauchen unter Wasser erscheint Atemeinstellung, sobald die Schnauze bespült wird, höchstens werden dann noch einzelne Kehlatmungen oder entleerende Lungenatmungen wahrgenommen. Diese Erscheinung ist sogar auch nach Exstirpation des Mittelhirns vorhanden; sie ist vom Trigeminus bedingt, läßt sich auch von der Mund- und Rachenschleimhaut auslösen, sowie durch Aufspreizen der Mundhöhle. Ueber seine Lungenaufblähungsversuche s. p. 743. — Sonst findet Knoll beim ruhig im trockenen Glase sitzenden oder auf dem Wasser liegenden Frosche keine (von Wedenskij erwähnte) regelmäßige Periodizität des Atemgeschäftes, eher schon bei gefesselten Tieren; es werden nur oft durch viele Minuten die in verschiedenstem Verhältnis miteinander abwechselnden Kehl- und ventilierenden Atmungen festgestellt, die aufblähenden und entleerenden aber schon bei geringfügigen Reizen, deswegen auch sehr häufig bei gefesselten Tieren, wo man aber bei Narkose (Morphin, Chloralhydrat) diese Periodizität verschwinden sieht (wobei zuerst noch die ventilierenden und noch länger die Kehlatembewegungen fortbestehen).

In DANILEWSKIS (67) Versuchen, in denen nach Anlegen eines nassen Fließpapierstreifchens auf die äußeren Nasenlöcher nach Behinderung der Abwischbewegung oder am „hypnotisierten“ Tiere sogar auch in wenigen Sekunden stark vermehrte und krampfhafte Atembewegungen auftraten, hat es sich um interessante Reaktionen des Atemapparates usw. auf mechanische Hindernisse gehandelt. Ein ähnliches kompliziertes Bild von Reaktionen hat DANILEWSKI auch nach Anästhesierung der Nasenlöcher oder Vernichtung der betreffenden Hautpartien erzielt. (Ueber das Verhalten der großhirnlosen Tiere s. den Abschnitt über die Beziehung des Gehirns zu den Atembewegungen.)

Von den Untersuchungen über den Einfluß der Kohlensäurewirkung weisen wir auf v. WITTICH (214) hin, der sehr bald nach Beginn der Kohlensäurezufuhr in das Gefäß krampfhafte Augen- und Nasenlöcherbewegungen, Fluchtversuche und dann „die heftigste Dyspnoë“ vor der Narkose sah (während bei den gehirnlosen insbesondere die „Dyspnoë“ zur Geltung kam — höchst eigentümlich ist die Angabe, daß bei lungenlosen Tieren sich „Apnoë“ lange Zeit erhalten kann); weiter auf KROPEIT (113, der aber zu starke Konzentrationen verwendet hatte, so daß auch die Atembewegungen schon depressiv beeinflußt wurden), WINTERSTEIN (206) — nebst Abwehrbewegungen werden charakteristische Aenderungen des Atemrhythmus erzeugt: Schwund der Kehloscillationen, vermehrte Lungenatmungen, insbesondere von aufblähendem Typus — und COUVREUR (62, s. noch in den Abschnitten über die Blutregulation der Atembewegungen). PARI (150) hat niemals bei Kohlendioxydeinwirkung „Dyspnoë“ gesehen, es soll die Zahl und Tiefe der Atmungen abnehmen, bei größeren Mengen wird periodische Atmung und Einstellung in Ex- oder Inspirationslage beobachtet, ähnlich auch bei vagotomierten Tieren, wo die Pausen früher erscheinen sollen, was sich vielleicht durch Abwesenheit gewisser sonst auf den Bahnen der Vagi geleiteter Impulse erklären ließe; durch akustische Reize läßt sich diese Pausenbildung verhindern.

Die von NIKOLAIDES (144) mit Abziehen der Haut verbundenen Versuche s. p. 760.

GRAHAM BROWN (90) sah nach Entfernung der beiden Labyrinthe sehr unregelmäßige Atembewegungen, lange Atemeinstellungen und Unfähigkeit (wenigstens in der ersten Zeit) die Luft in den Lungen zurückzuhalten, was durch Tonusabnahme der Kehlkopfschließer erklärt werden kann; nach Ausschaltung der beiden Otolithensäckchen allein sollen ununterbrochene Lungenatembewegungen bestehen. Bei Vertikalbewegungen des aufgebundenen normalen Tieres werden Reaktionen an den Atembewegungen beobachtet (s. das Orig.), aber geringe oder gar keine nach Entfernung der beiden Otolithen oder beider Labyrinthe (wo hier kleinere Reaktionen vorhanden waren, handelte es sich wohl um die unvermeidlichen kleinen Erschütterungsreize). Das Berühren der Nase oder des Rückens oder die Erschütterung wirkten ähnlich wie die physiologische Labyrinthreizung; eine Berührung der Lunge verursacht ein plötzliches Fallen des Lungendruckes und eine Periode der Hemmung, worauf ein Stadium der Erregung folgt (s. auch im Abschnitte über die reflektorische Seite des Lungenatemmechanismus). Die genaue Schilderung der Atemreaktionen muß im Original eingesehen werden. Im ganzen scheint es nach denselben, daß die Bogengänge nebst den Otolithen der Wahrnehmung der progressiven Bewegungen dienen.

Mit den feinsten Beeinflussungen der Atembewegungen des Frosches durch Sinnesreize hat sich BABÁK (13, 14) unter Mitwirkung von DÝŠEK beschäftigt, und zwar in den bisherigen Arbeiten mit

Wärme-, Kälte- und Lichtreizen. Es haben sich da insbesondere die des Vorderhirns beraubten, völlig geheilten Tiere als höchst günstige Versuchsobjekte erwiesen. Ganz feine Wärmezufuhr oder -abfuhr, so fein, daß sie der Mensch an der Gesichtshaut kaum verspürt, riefen von den verschiedenen Körperbezirken (insbesondere der Kopfhaut) ganz auffällige und typische Aenderungen des Atemrhythmus hervor; die geringe Erwärmung eines ganz beschränkten Hautbezirkes wirkte fördernd, die ebenfalls unbedeutende Abkühlung hemmend; bei den kleinsten Reizen wurden die Kehloscillationen allein positiv oder negativ beeinflußt; etwas stärkere Dauerreize lösten die (bei den entgroßhirnten Tieren in der Regel fehlenden) Lungenatmungen aus. Bei den regelmäßig atmenden Fröschen ohne Thalami, bei denen zahlreiche Lungenatmungen vorhanden sind, wurden diese in derselben Richtung abgeändert wie die Kehlatmungen der großhirnlosen. Noch interessanter sind die Ergebnisse der Versuche mit verschieden intensiven und farbigen Lichtern, denn den letzteren entsprechen ganz charakteristische „Atembilder", indem die Zahl, Tiefe und Art der Atembewegungen (d. h. Kehl- und Lungenatembewegungen) für jede Lichtintensität und Farbe spezifisch sind. Sowohl die Alterations-, als auch die Dauerreize und ebenso ihre Nachwirkungen usw. in der Netzhaut und im Zentralnervensystem geben sich durch Aenderungen der Atemzentrentätigkeit zu erkennen, auf eine Weise, welche bei den bisherigen Methoden der Sinnesuntersuchungen unerreichbar war.

Ueber sonstige Temperaturversuche s. in dem Abschnitt über den Einfluß des Sauerstoffmangels im Blute auf die Lungenatmung und über das Kehlatemzentrum.

Ueber die Beeinflussung des Atemrhythmus bei den Urodelen haben Babák und Kühnová (19) angegeben, daß insbesondere bei *Salamandra maculosa* auch unter möglichst gleichen und ruhigen Versuchsbedingungen ungemein große Unterschiede des Kehl- und Lungenatemrhythmus vorkommen, welche wahrscheinlich mit den vorherigen Lebenszuständen im Zusammenhange stehen; durch die schonendsten Manipulationen, die für bloße Inspektion nötig sind, werden die Atembewegungen oft schon stark verändert, so daß man sich bei den Versuchen immer speziell über den reflektorischen Einfluß der erforderlichen Manipulationen orientieren muß. Diesem Umstande muß teilweise zugeschrieben werden, daß die früheren Schlüsse über die Wirkung des Sauerstoffmangels usw. auf die Atemzentren der Amphibien irrig waren. Höchst beeinflußbar aber sind insbesondere die lungenlosen Salamandriden (s. Babák, 15, sowie den Abschnitt über die Funktion des Kehlatemzentrums).

Spezielle reflektorische Hemmungseinflüsse des Wassers auf die Atembewegungen hat Axenfeld (6) untersucht. Untergetauchte Frösche und Kröten atmen nicht mehr, die Tritonen aber setzen ihren (allerdings abgeänderten, s. Abschn. üb. vergl. Physiol. d. Atm.) Atemrhythmus fort. Bei den ersteren handelt es sich um die Reizung der Nasenschleimhaut; wurde die letztere allein mit 20-proz. Essigsäure zerstört, so ließen sich unter Wasser einige Atembewegungen beobachten, wobei das Wasser in die Mundhöhle eindrang. Die Berührung mit Luft scheint umgekehrt Atembewegungen auszulösen; bei Kokainisierung der Nasenschleimhaut (Kokainvaseline, Kontrollversuche mit Vaseline) atmet der Frosch angeblich nicht; das gleiche soll nach Durchschneidung des 1. Trigeminusastes der Fall sein (insbesondere bei Kröten), oder

es besteht unregelmäßige Atmung; im Wasser wird Atemeinstellung beobachtet, aber es wird leicht die Nasenhöhle mit Wasser gefüllt; wenn dann das Tier zur Oberfläche emporsteigt, wird der Kontakt mit der Atmosphäre nicht gefühlt, und nur hier und da wird wieder die Mundhöhle ventiliert. Demgegenüber ertragen die Tritonen die beiderseitige Nervenoperation oder die Verätzung der Nasenschleimhaut leicht, sie atmen nämlich nicht nur durch die Nasenlöcher, sondern auch durch die Mundöffnung. — S. auch im folgenden Abschnitte. – Ueber „dispnea riflessa“ Mochis, s. p. 772.

Bei den Froschlarven hat Babák (9) auffällige Beziehungen der reflektorischen Beeinflußbarkeit der Atmung zu dem Verhalten der Sauerstoffversorgung des Atemmechanismus und also des Zentralnervensystems nachgewiesen, indem es in der Sauerstoffapnoë nicht einmal durch starke periphere Reize (welche sonst bedeutende Reflexbewegungen auslösen) gelingt, länger andauernde rhythmische Tätigkeit des Atemzentrums hervorzurufen, wogegen bei minder günstigen Sauerstoffverhältnissen das Atemzentrum reflektorisch sehr leicht beeinflußt wird. S. daselbst auch über den Einfluß der Kohlensäurehemmung.

Ueber die Beziehung des Gehirns und Rückenmarks zu den Atembewegungen.

Wenn wir die Innervation der Atemmuskeln des Frosches übersehen, so finden wir, daß daran hauptsächlich die Medulla oblongata teilnimmt, indem die bedeutendsten Inspiratoren (M. petrohyoideus ant.) vom IX. und (Mm. petrohyoidei post.) X., weitere (M. submentalis und submaxillaris) vom V. und (M. subhyoideus) VII. Hirnnerven, und nur die übrigen (M. geniohyoideus, genioglossus und hyoglossus) vom Hypoglossus, d. h. dem 2. Spinalnerven versorgt werden. Der 2. Spinalnerv innerviert auch zugleich die Aspiratoren (M. omohyoideus und sternohyoideus), welche außerdem als Hilfskräfte der Exspiration auftreten können; die letztere verläuft wesentlich passiv, sonst wird sie vom M. transversus abdominis gefördert. Das Uebergewicht des Nachhirns wird noch durch die wichtigen zentripetalen in den erwähnten Muskeln sowie den Kopfschleimhäuten daselbst endigenden Bahnen und durch die Innervation des Kehlkopfes und der Lungen vergrößert.

Schon nach diesem Verhalten läßt sich erwarten, daß in den betreffenden Segmenten der Oblongata auch die Koordination der komplizierten Lungenatemakte erfolgt: es läßt sich da mit weit größerer Berechtigung auf die „Lokalisation des Atemzentrums“ in der Oblongata schon auf Grund ihrer morphologischen Beziehungen zu den peripheren Atemapparaten schließen, als es für die Reptilien und Homoiothermen der Fall ist, wo die bedeutendsten Motoren der Atemventilation im Brustabschnitte, nicht wie beim Frosche im Kopfe resp. der Kehlgegend, vorhanden sind. Im weiteren werden wir die diesbezüglichen Erfahrungen, die sämtlich in diesem Sinne lauten, zusammenfassen. Aber an dieser Stelle heben wir ausdrücklich hervor, daß bisher keine Beobachtung vorliegt, welche über ein gleichsam „lokales“ oder „segmentales“ Atemzentrum (nach Art der Rückenmarkszentren bei den Säugetieren) berichten würde, obwohl sich erwarten ließe, daß das zweite Rückenmarkssegment ein

solches aufweise; es würde sich vielleicht lohnen, spezielle Untersuchungen in dieser Richtung anzustellen.

Auf der anderen Seite wird die Tätigkeit der gleichsam primären Atemzentren der Oblongata durch proximal gelegene Abschnitte des Gehirns beeinflußt.

Von den älteren Autoren hat Legallois (123) das Atemzentrum des Frosches in der Oblongata im Gebiete des Ursprunges des Vagus lokalisiert; nach Zerstörung der proximalen Gehirnabschnitte hat er keine Störungen der Atmung gesehen, ebensowenig nach Vernichtung des Rückenmarkes bis zur Höhe des 3. Wirbels (über die Bedeutung des 2. Spinalnervenpaares haben wir eben referiert); Flourens (77) bezeichnete einerseits den Vagusursprung, andererseits die vorderen Bezirke nahe dem Cerebellum als besonders wichtig. Vulpian (194a) hat das Atemzentrum beim Frosche in das „niveau du bord postérieur du cervelet" verlegt.

Nach Abtragung des Großhirns hat v. Wittich (214) weit regelmäßigere Atembewegungen gesehen als bei den normalen Tieren (diese völlig richtige Tatsache wird noch weiter unten genauer erörtert). Nach der Durchtrennung dicht vor den Vierhügeln bestanden noch rhythmische Atembewegungen; dagegen sollen diese nach der Schnittführung durch die Vierhügel verschwunden sein, um nur bei Lungenaufblähung ausgelöst zu werden. Mit der Oblongata allein konnten überhaupt keine Atembewegungen verzeichnet werden. Den übrigen Versuchen läßt sich entnehmen, daß „dekapitierte" Frösche (dicht vor den Trommelfellen) nach zuerst gewaltsamen Atemanstrengungen in der Ruhe dann fast nur Kehloscillationen aufweisen; die Lungenatmungen sollen nur auf Reizung zustande kommen (s. auch weiter unsere Großhirnexstirpationen).

Vogt (194) hat sichergestellt, daß Querschnitte am oberen Rande des Sinus rhomboideus die Atembewegungen dauernd aufheben, andererseits aber bewirken auch Schnitte in der Gegend des oberen Randes des ersten Wirbels eine Aenderung der Zahl und Stärke derselben auf längere Zeit oder auch dauernd. Eckhard (71) bemerkt aber dazu, daß schon v. Wittich sogar noch die Beziehung der Lobi zu den Atembewegungen sichergestellt hatte.

Spirò (186), dessen Arbeit in völlige Vergessenheit geraten ist, findet das „reflektorische Zentrum" der beiden Klappen der Atemritze in den zwei hinteren Dritteln der Oblongata; ihr normales rhythmisches Spiel soll von „den mittleren Teilen des Gehirns" abhängig sein: dies ist entweder so möglich, daß von dieser Stelle periodische Impulse zu dem reflektorischen Zentrum in der Oblongata fließen, oder daß diese Gehirnteile die Arbeit des reflektorischen Zentrums erleichtern (nach Abtrennung der zwei distalen Drittel der Oblongata ruft einmalige Reizung z. B. des N. ischiadicus einmalige, anhaltende aber rhythmische Tätigkeit der Atemritze hervor). Teilt man das verlängerte Mark der Länge nach in zwei Hälften, so bleibt das normale Klappenspiel erhalten, aber die Koordination wird zerstört, wenn der Schnitt bis zu den Thalami optici verlängert wird; wenn aber der Längsschnitt nur durch die proximalen Gehirnteile und durch das vordere Drittel der Oblongata geführt wird, so bleibt die Koordination der beiden Klappen ebenfalls erhalten. Der Autor setzt zwei akzessorische Einrichtungen in den proximalen Gehirnabschnitten voraus: eine hemmende im unteren Drittel

der Hemisphären und eine „exzitierende“ vorherrschend in den Corpora bigemina. Von dem distalen Drittel der Hemisphären läßt sich durch Schnittführung, Kochsalz oder schwache Ströme, ebenso durch Induktionsströme von den Thalami aus Einstellung der Bewegungen der Atemritze auslösen, während von den Corpora bigemina zuerst Beschleunigung, dann Einstellung der Atemritze in Oeffnungslage hervorgerufen werden soll; bei fortdauernder Reizung wechseln Perioden gesteigerter und gehemmter Tätigkeit ab. (S. auch den Abschnitt über reflektorische Beeinflussungen.)

Bei Martin (129) werden für Frösche ohne Hemisphären und Thalami keine wesentlichen Abweichungen der Atembewegungen von der Norm beschrieben, ja es soll da sogar eine größere Regelmäßigkeit im Verhältnisse der „Flanken“- und „Kehl“-Respirationen bestehen. Es ist dem Autor nicht gelungen, Versuchstiere ohne Lobi zur Erhohlung zu bringen. Bei Reizung der letzteren mit Kochsalz (wobei allerdings keine genaue Lokalisierung möglich ist) hat er deutliche Abänderungen der Respirationsbewegungen beobachtet (s. p. 779). — Wenn wir allerdings bei Martin als normales Verhalten 4—5 Kehloscillationen auf eine Lungenatembewegung angeführt finden, so müssen wir eine wirkliche Ruhe seiner Versuchstiere sehr bezweifeln.

Steiner (187) hat sogar noch nach Schnittführung am hinteren Rande des Kleinhirns „schwache Atmung“ beobachtet und durch Nadelstiche in die Spitze des Calamus tiefe Inspirationen hervorgerufen.

Bei Sokolow und Luchsinger (182) wird von regelmäßigen stundenlang gleich großen Atembewegungen auch bei Fröschen ohne Großhirn berichtet; auch nach Entfernung des Mittelhirns konnten nach gewisser Zeit „regelmäßige“ Atembewegungen beobachtet werden (sonst s. weiter über die Folgen der Zuklemmung der Aorta. Auch Langendorff [115] hat gelegentlich seiner gleichgerichteten Untersuchungen Großhirnexstirpation ausgeführt).

Die Angabe Knolls (110), daß nach Rückenmarkszerstörung (nahe hinter dem Calamus) regelmäßige ventilierende Bewegungen fast unmittelbar und bis über eine Woche bestehen, aber die aufblähenden nicht mehr vorhanden sind, ließe sich mit dem oben berührten Anteile des 2. Spinalnervenpaares an dem Atemmechanismus in Beziehung bringen (abgesehen von der Folge der Abtrennung so großer rezeptiver Felder von den Oblongatazentren usw.); aber Langendorff (118) hat nachher die aufblähenden Atmungen auch in diesem Falle verzeichnet. Gegenüber v. Wittich hat Knoll auch nach der Schnittführung hinter dem Mittelhirne (sogar auch aufblähende) Lungenatembewegungen gesehen, aber bei Durchschneidung nahe hinter dem Kleinhirn waren sie vernichtet (nach höchstens ganz kurz dauernder Atmung). — S. auch über Schiff (169) und Schipiloff (170) im Abschnitt über den reflektorischen Ursprung des Atemrhythmus.

Schrader (172) sah nach der Abtragung des Gehirns einschließlich des vorderen Teiles des Kopfmarkes die Atmung im wesentlichen ungestört weitergehen; die Tiere suchen im Wasser noch an die Oberfläche zu kommen, um ihr Atmungsbedürfnis zu befriedigen. Die für die automatische Atembewegung in Anspruch zu nehmende Gehirnpartie scheint zwischen dem Querschnitt parallel dem hinteren Rand der Kleinhirnleiste und wahrscheinlich dem Niveau der Spitze des Calamus scriptorius zu liegen; Schnitte in dieser Region heben den

normalen Atemrhythmus auf (die Atmung wird periodisch mit sogar stundenlangen Pausen vollführt); auch nach Zerstörung des Trigeminus- oder aber des Vagusgebietes können noch rhythmische Bewegungen beobachtet werden (jederzeit reflektorisch von der Haut, sonst in sehr ungleichen Zwischenräumen). Nach der glatten Abtrennung des Rückenmarks in der Höhe der Spitze des Calamus scriptorius stellt sich bald nicht nur die Atmung von Nase, Kehlkopf und Mundboden wieder her, sondern auch „die Mitbeteiligung der Rumpfmuskulatur, wohl reflektorisch von dem Vordertiere hervorgerufen (denn nach Unterdrückung der Respiration des Vordertieres hört auch das Rückenmarkstier auf zu atmen)". Nach Entfernung der ganzen Medulla bis zur Spitze des Calamus scriptorius konnte der Autor die Tiere (im Winter) wochenlang beobachten, Atembewegungen stellten sich nicht wieder ein.

Diese Beobachtung über das Fortbestehen der Flankenbewegungen nach der hohen Rückenmarksdurchtrennung hat auch Langendorff bestätigen können, aber er hat zugleich gezeigt, daß sie auch nach der Vernichtung des ganzen Rückenmarks erhalten sind, da es sich nicht um reflektorisch ausgelöste aktive, sondern um passive Bewegungen handelt (Zusammenfallen der expandierten Lungen nach Eröffnung der Atemritze).

Es wäre aber vielleicht doch möglich, daß das 2. Rückenmarkssegment, von dem die Aspiratoren und einige Inspiratoren innerviert werden, ein „segmentales Atemzentrum" besäße, d. h. teilweise auch unabhängig von den Oblongatamechanismen tätig sein könnte, worüber man erst eingehender nachforschen müßte. Uebrigens wären auch ähnliche Untersuchungen über die segmentale Natur der respiratorischen Oblongatamechanismen wünschenswert (bei den Selachiern, vgl. p. 647, ist es Hyde gelungen, eine deutliche segmentale Anordnung derselben klarzulegen); obwohl beim Frosche der Atemakt sicher einheitlicher ist, könnten doch einige Anzeichen einer Zusammensetzung aus mehreren Teilmechanismen sichergestellt werden, wofür auch die oben berührten Ergebnisse einiger operativer Eingriffe an der Oblongata zeugen.

Langendorff (117) hat bei Esculenten das Gehirn bis zur Oblongata entfernt und das Rückenmark distal „vom Atemzentrum" durchtrennt und vernichtet (s. darüber eingehend in dem Abschnitt über die Ansichten über den reflektorischen Ursprung des Atemrhythmus), worauf in zahlreichen Fällen eine regelmäßige, tiefe, frequente Atmung viele Stunden hindurch bestand. In einigen Fällen ist der Schnitt nicht nur proximal vom Abgange des 2. Spinalnervenpaares, sondern auch proximal vom XI. Gehirnnervenpaare geführt worden, mit ähnlichem Erfolge. Die für die Inspiration bedeutsamen Zentralteile scheinen ihm am oberen und unteren Ende des Kopfmarkes zu liegen. Es genügt ein Stück der Oblongata im Betrage von 5 mm zwischen den Schnittflächen hinter dem Kleinhirn (= Abgang des VII. Nervenpaares) und hinter dem Abgange des X. Gehirnnervenpaares, um rhythmische Atembewegungen zu unterhalten. In diesem Bereiche ist dem Autor keine weitere Analyse gelungen.

Bei Danilewski (67) wird angegeben, daß die „Atemnot" bei großhirnlosen Fröschen in viel geringerem Grade auftritt als in der Norm; doch handelt es sich

eigentlich darum, daß solche Tiere nach Bedeckung der Nasenlöcher mit nassem Fließpapierstreifchen deutlich später Reaktionen des Atemapparates usw. aufweisen.

In der letzten Zeit hat GRAHAM BROWN (90) ohne Großhirn regelmäßige normale Atmung verzeichnet, ohne Thalami (nach 2 Tagen) ebenfalls normales Verhalten mit einer Neigung zur Pausenbildung; ohne Corpora bigemina (nach 24 Stunden) war ein regelmäßiger Atemrhythmus anzutreffen, wobei die Kurven eine fortlaufende Reihe von Aufblähungs- und Entleerungsphasen zu zeigen schienen. — Das Verhalten der reflektorischen Atemreaktionen bei den verschiedenen Operationen am Zentralnervensystem muß im Original nachgelesen werden; bedeutende Aenderungen werden insbesondere nach Abtrennung der Corpora bigemina gefunden, weswegen der Autor von „akzessorischen“ nebst den in der Oblongata befindlichen „Hauptzentren“ spricht.

Nach der Abtrennung der Medulla oblongata vom Gehirn bestehen nur Lungenatembewegungen (seltenere, aber ausgiebige); NIKOLAIDES (145) spricht deswegen vom hemmenden Einflusse der proximalen Gehirnabschnitte auf die Tätigkeit des Atemzentrums; werden außerdem die Vagi durchtrennt, so werden die Atembewegungen stark verlangsamt und verschwinden völlig: dies erklärt der Autor durch die Annahme, daß sämtliche afferente Bahnen, welche auf dem Wege des Reflexes die Atmung beeinflussen, in den vor der Medulla oblongata liegenden Teilen des Gehirns verlaufen; außerdem nimmt er ein automatisch tätiges Hemmungszentrum der Atmung in den Lobi optici an (analog dem Inspirationshemmungszentrum in den hinteren Corpora quadrigemina der höheren Wirbeltiere): durch mechanische Reizung der Lobi werden die Atembewegungen verkleinert, und beim vagotomierten Tiere eingestellt (nach Aufhören der Reizung erscheinen sie erst allmählich wieder). Während der Reizung der Lobi soll Unerregbarkeit des Atemzentrums bestehen, so daß von dem zentralen Vagusstumpfe aus keine Bewegungen der Mundmuskulatur auslösbar sind. — Außerdem sollen auch die Thalami einen gewissen Einfluß auf die Tätigkeit des Atemzentrums besitzen, während durch die Reizung der Hemisphären der Atemrhythmus gar nicht verändert wird.

BABÁK (16) hat mit seinem Mitarbeiter DÝŠEK (70) systematische Untersuchungen über die Beziehung des Atemrhythmus zu den einzelnen Gehirnabschnitten angestellt, indem nach den Abtragungen derselben die Tiere bis monatelang beobachtet wurden; von jeder Registrierung, Fesselung usw. wurde Abstand genommen, die Versuchstiere wurden in möglichster Ruhe untersucht. Unmittelbar nach Entfernung des Vorderhirns kommen — wohl je nach den Blutverlusten, nach der Schnelligkeit und Genauigkeit der Exstirpation usw. — sehr verschiedene Aenderungen des Atemrhythmus zustande, aber in einigen Tagen und besonders nach vollständiger Heilung pflegen fast alleinige Kehlatembewegungen als ein ununterbrochener Rhythmus vorhanden zu sein, ähnlich wie es wahrscheinlich schon bei v. WITTICHS (u. a., s. oben) Versuchstieren der Fall gewesen sein mag. Die Lungenatmungen wurden bei der verschiedensten Reizwirkung wahrgenommen, und der Atemrhythmus hat sich da überhaupt als in dem Grade gesetzmäßig von der Qualität und Quantität der Reizwirkung der Umwelt abhängig erwiesen, daß BABÁK (13, 14) diese Versuchstiere zur Erforschung der Temperatur-, Licht- und Schallreizbarkeit verwendet hat (s. p. 749). Wahrscheinlich stellt also das Vorderhirn eine eigentümliche Quelle

der Beeinflussung der Atemzentrentätigkeit vor und bedingt das oft höchst unregelmäßige Verhalten des Atemrhythmus; man möchte da gleichsam von einer „inneren Quelle spontaner“ Beeinflussungen sprechen, wollte man dieses Verhältnis durch den Eindruck charakterisieren, der dabei entsteht. Ohne Zweifel handelt es sich schon im Vorderhirn des Frosches um eine Stätte weitreichender Verarbeitung und „Deponierung“ der unzähligen zentripetalen Impulse, durch die das nervöse Geschehen in dem übrigen Zentralnervensystem abgeändert wird.

Es kommen allerdings Fälle vor, wo nach Entgroßhirnung das „Atembild“ nicht so auffallend regelmäßig aussieht, wie es oben hervorgehoben wurde; wir konnten dann z. B. fortschreitende Erweichung der an die Schnittfläche grenzenden distalen Gehirnabschnitte nachweisen, also gleichsam eine pathologische innere Reizquelle.

Ohne Zwischenhirn bestehen zuerst oft nur Lungenatmungen, allmählich aber erreichen die Kehlatmungen das Uebergewicht; doch die Lungenatmungen pflegen immer noch oft aufzutreten (auch gegenüber der Norm).

Das Mittelhirn erst hat sich als ein Gehirnabschnitt von wesentlicher Bedeutung für den Atemrhythmus erwiesen (wie dies besonders aus den im Abschnitte über die Blutregulation zu schildernden Erstickungsversuchen zu ersehen ist). Ohne das Mittelhirn fehlen in der Regel die Kehlatmungen vollständig, und die Lungenatembewegungen erfolgen nur selten und gewöhnlich vereinzelt, zuweilen aber bis zu 20 in 1 Minute. Es scheint, daß diese Versuchstiere, auch wenn sie sonst völlig gesund erscheinen (wir haben sie fast ein halbes Jahr in gutem Zustande am Leben erhalten), gleichsam eine chronische Asphyxie aufweisen. Es ließ sich feststellen, daß mit der progressiven Abtragung der Gehirnabschnitte überhaupt der Gaswechsel, ja der ganze Stoffwechsel der Frösche durchgreifende Aenderungen erleidet, über welche wir später nähere Auskunft zu geben gedenken: ganz gesunde großhirnlose Frösche pflegen ohne Sauerstoff in der Hälfte der gewöhnlichen Zeit gelähmt zu werden, nach Entfernung des Zwischenhirns erfolgt die Lähmung noch deutlicher früher, und bei den (anscheinend die beste Gesundheit aufweisenden) Oblongatafröschen bewirkt die Sauerstoffentziehung eine höchst gefährliche Paralyse des Zentralnervensystems schon nach 2—6 Minuten, was lebhaft an das Verhalten der Homoiothermen erinnert.

An dieser Stelle können wir die Frage aufwerfen, inwieweit die durch die Operationen verursachten Störungen des Atemmechanismus diese merkwürdigen Erscheinungen bedingen können. Es liegen da die oben zitierten Angaben der älteren Forscher vor über die weitgehend normalen Atmungsbewegungen der Oblongatafrösche. Nach Babáks (17) Ermittelungen könnte für die letzteren wenigstens das Ausbleiben der Kehlatembewegungen in Betracht kommen, deren wichtige Beziehung zu den Lungenventilationen wir oben speziell abgehandelt haben. Es scheint aber, daß, auch beim Ausbleiben der die Atemluft für die Lungendurchlüftung vorbereitenden Kehloscillationen, die Luft, welche aus den Lungen entleert und in dieselben gepreßt wird, teilweise erneuert werden kann (s. p. 734), außerdem besteht die Hautatmung ungeschmälert. Dazu muß man im Auge behalten, daß schon die Ausschaltung des Großhirns und des Zwischen-

hirns in derselben Richtung wirkt (obwohl schwächer), wobei doch der Verlauf des Atemrhythmus keine wesentliche Störung erleidet (im Gegenteil sind nach Entfernung des Zwischenhirns sogar günstigere Lungendurchlüftungsverhältnisse vorhanden als in der Norm, indem zahlreiche Lungenatmungen durch Gruppen von Kehlatmungsbewegungen getrennt auftreten).

Insbesondere hat neuerdings Mochi (141) die andauernde Oeffnung der Nasenlöcher bei den Oblongatafröschen für den Grund der ungenügenden Lungenatmung erklärt. Er hat auch das Mittelhirn entfernt, um die nervöse Regulation der Atembewegungen des Frosches zu erforschen. Die nachher erfolgenden Atmungen sollen nur „tentativi di respirazione“ sein, eben weil die äußeren Nasenlöcher nicht schließen, angeblich infolge der bei der Operation erfolgten Durchtrennung der zu den Nasenmuskeln sich begebenden Nervenstämmen; die Lungen sollen dauernd leer bleiben. Aber aus dem, was wir heute über den Nasenverschluß wissen (p. 723), folgt, daß überhaupt keine solchen „Nasenatemmuskeln“ existieren.

Im besonderen hat Mochi (138) die Beziehung des Gehirns zu den Kehlkopfbewegungen (s. seine Versuche p. 726) untersucht. Mechanische Reizung (Nadelstiche) der vorderen Gehirnteile war unwirksam, aber von dem ventralen Bezirke der hinteren Abschnitte der Lobi optici sowie des Kleinhirns werden Verengerung der Stimmbänder (vorn) bis auch (hinten) „Schluckatmungen“ ausgelöst (was nach Vernichtung des Kopfmarksatemzentrums nicht mehr vorkommt). Nach Durchtrennung der Hinterstränge des Kopfmarks ist die Koordination und Rhythmizität dieser Atembewegungen gestört.

Ansichten über den reflektorischen Ursprung des Atemrhythmus des Frosches.

Die Frage über den „Ursprung des Atemrhythmus“ hat wohl zuerst v. Wittich (214) im Sinne der Reflextheorie zu beantworten gesucht, indem er sich gegen Rosenthals (163) „Automatie-“ Theorie wendete (s. den weiteren Abschnitt). Wie wir schon p. 739 erwähnt haben, konnte v. Wittich durch die Aufblähung der Lungen den Atemstillstand seiner „dekapitierten“ Frösche (d. h. Tiere ohne Vorder- und Zwischenhirn) unterbrechen, sowie auch durch Entleerung der Mundhöhle die Oscillationen ihrer Mundhöhle zum Stillstand bringen, durch Luftfüllung aber wieder auslösen, woraus er — ebenso wie aus den sonstigen Erfahrungen, daß die hartnäckige Atemlosigkeit seiner „dekapitierten“ usw. Versuchstiere sich leicht durch Hautreizung unterbrechen ließ — den Schluß zieht, daß der konstante (mechanische!) Einfluß der Luft auf die Schleimhaut der Mundhöhle und die Innenfläche der Lungen einerseits, andererseits überhaupt die sensiblen Reize der äußeren Oberfläche den Atemrhythmus bedingen. Doch scheint es, daß er sich bei der ganzen Erwägung an erster Stelle von dem vermeintlichen Nachweis leiten ließ, daß der Sauerstoffmangel und überhaupt die Venosität des Blutes keinen Auslösungs- oder Beschleunigungsreiz der Atembewegungen beim Frosche abgibt, weshalb es ihm berechtigt erschien, in der Reflextheorie allein eine Erklärung zu suchen.

Viel Arbeit haben dem Probleme des reflektorischen oder „automatischen“ Ursprunges der Atemzentrumtätigkeit des Frosches Schiff schon seit 1864 (169) mit seiner Schülerin Schipiloff (170) gewidmet.

Es ist eigentümlich, daß die spätere Literatur diesen interessanten und mit kunstvoller Technik ausgeführten Untersuchungen keine entsprechende Beachtung geschenkt hat. Schiff hat darauf das größte Gewicht gelegt, daß „ein einziger Empfindungsnerv, der noch mit dem verlängerten Mark durch eine Hälfte des Rückenmarks zusammenhängt, hinreicht, die Respiration zu unterhalten; die Lähmung aller Gefühlsnerven läßt trotz Integrität aller Zentra die Atmungsbewegung aufhören". Dieser Beweis wurde zuerst an großen Kröten erbracht, wobei als Indikator der Atemzentrumtätigkeit nicht die Kehl-, sondern die Ausatmungsbewegungen am Bauche verwendet wurden; bei den Nervendurchschneidungen am verlängerten Marke werden nämlich die motorischen Bahnen für die Atmung des Kopfes und der Kehle sehr leicht beschädigt, so daß der Ausfall derselben nicht viel besagt. Es soll (s. Schipiloff) unter den erregenden Nerven eine gewisse Rangordnung bestehen, insbesondere muß der Trigeminus und Vagus hervorgehoben werden (es scheint außerdem auch, daß die zentripetalen Nerven der Vorderextremitäten diejenigen der Hinterextremitäten an Bedeutung übertreffen). Es soll dabei eine einzige übrig gebliebene sensible Wurzel sogar hyperästhetisch werden; durch schwache Strychnindosen ließen sich in den Fällen, wo die operierten Tiere dauernd (wochen-, ja monatelang) keine Atembewegungen zeigten, eine oder mehrere Atembewegungen hervorrufen; Schipiloff, die an Temporarien und Esculenten arbeitete und bei ihren feinen Operationen auch die Kehlbewegungen beobachten konnte, bemerkt, daß die letzteren weit leichter zu erzielen waren als die „mouvements respiratoires complets" (= Lungenatembewegungen); sie hat außerdem zugleich auch das reflektorische Verhalten der Pupillen überwacht.

In diesen Versuchen wurde nun wiederholt beobachtet, daß die „spontanen" Atembewegungen verschwanden, auch wenn noch zahlreiche afferente Bahnen erhalten waren: Schiff selbst gibt dies z. B. für den Fall an, wo Trigeminus, Vagus, Hypoglossus und Brachialis durchschnitten worden waren, Schipiloff nach Durchschneidung von Trigeminus und Brachialis (der großen und kleinen hinteren Wurzel), ja sogar von Trigeminus, oder aber Vagus allein usw., trotzdem die Tiere angeblich munter und gesund monatelang lebten und die verschiedensten Reflexbewegungen aufwiesen.

Die Verfasserin hat zwar an Winterfröschen gearbeitet, bei denen die Atembewegungen überhaupt seltener sind, aber diesen Umstand kann man kaum zur Erklärung des eben geschilderten eigentümlichen Verhaltens verwenden, um so weniger, als Schiff über andere „in fast allen Monaten" ausgeführte Versuche der Verfasserin berichtet. Die lange Zeit, während welcher die operierten Tiere in voller Gesundheit gehalten wurden, läßt keine Erklärung durch Shockwirkungen zu, umsoweniger, als andere Bewegungen vorhanden waren. Man muß also zugeben, daß die afferenten Impulse von großer Bedeutung für den Athemrhythmus sind, und daß sogar ein partieller Ausschluß (individuell verschiedenartig) den letzteren stören kann. Trotzdem kann man sich aber nicht des befremdenden Eindruckes der Beobachtung erwehren, daß ein vollständiger Stillstand der „spontanen" Atemtätigkeit zuweilen schon nach der Durchschneidung eines einzigen Nervenpaares zustande kommt. Es scheint da schon — es sei das zu sagen erlaubt — zu viel für die reflektorische Theorie der Atemzentrumtätigkeit geleistet

zu sein. Wir selbst haben schon durch die geringfügigsten Reize eingreifende Aenderungen des Atemgeschäftes erzielt (s. p. 749), und nun sollten ganze ausgedehnte Quellen zentripetaler Impulse ohne Einwirkung sein. — Es läßt sich schwer ohne erneute Untersuchungen bestimmen, wie diese Ergebnisse zustande gekommen sind; es sind auch die sehr großen individuellen Unterschiede des Verhaltens der operierten Tiere seltsam; in einem Falle z. B. wurde nach Durchtrennung aller sensiblen Wurzeln doch Atemtätigkeit beobachtet.

Schipiloff berichtet weiter über eine höchst bemerkenswerte Versuchsanstellung, wo bei einem anästhetisch gemachten Frosche bei Entblutung zuweilen einige Atembewegungen zum Vorschein kamen, während sonst völlige Atemlosigkeit bestand; sie meint, daß es sich um eine Folge der Reizbarkeitssteigerung des zentralen Nervensystems handelt, welches „peut alors percevoir des excitations qui jusqu'alors avaient passé inaperçues“; gleich darauf wird darüber gesprochen, daß diese Atembewegungen „sous l'influence uniquement d'excitations internes“ zustande kommen, womit aber die Verfasserin die vorhergehende Formulierung ihres Urteiles wohl nicht abändern will (s. auch die Abschnitte über die Blutreizung der Atemtätigkeit).

Ohne besondere Kritik dieser Ergebnisse, ja sogar ohne sie überhaupt zu berücksichtigen, wie dies Schiff ausdrücklich bedauert, wurde weiter über die Frage der Automatie geschrieben. Langendorff (117) insbesondere (s. p. 754), der die Oblongata proximal und distal isolierte, das Rückenmark vernichtete, die Lungen und das Herz exstirpierte, hat in zahlreichen Fällen eine regelmäßige, tiefe, frequente, durchaus nicht krampfhafte Atmung viele Stunden beobachtet; zuweilen handelte es sich um periodische und krampfartige Atmung, in anderen Fällen (schon $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde nach der Operation, bis auch am anderen Tage) waren regelmäßige abwechselnde Inspirationen und Exspirationen wahrnehmbar. Schiff (169) bemerkt, daß der ganze Versuchsplan „offenbar ein solcher war, daß er unmöglich zum Ziele führen konnte, man hatte ganz offenbar und zugestandenermaßen sensible Bahnen geschont, welche die Atmung unterhalten mußten“. Darauf müssen wir aber antworten, daß wiederum in den Schiffschen Versuchen bei unvergleichlich ausgedehnterer Erhaltung der zentripetalen Innervation völlige Atemlosigkeit andauerte, ja bisweilen sogar nach verhältnismäßig geringer Ausschaltung afferenter Impulse. Langendorffs Versuche ließen sogar nur die zentripetalen Impulse aus den wichtigsten Atemmuskeln übrig (was doch in den Schiff-Schipiloffschen ebenfalls der Fall sein mußte) und dann aus einigen Haut- und Schleimhautbezirken des Kopfes, doch wurden in denjenigen Versuchen, in welchen der Schnitt in das Niveau des VII. Gehirnnervenpaares fiel, auch Trigeminusgebiete ausgeschaltet. Man darf allerdings aus dem Vorhandensein der rhythmischen Atemzentrumtätigkeit, selbst nach so weitgehender Reduktion der afferenten Impulse, nicht schließen, daß die Reflextheorie des Atemrhythmus geschlagen ist — man müßte da noch weiter gehen und überhaupt alle Nervenbahnen, sogar diejenigen der Atemmuskeln, durchtrennen: wenn man dann an dem so isolierten Nachhirne doch noch rhythmisch erfolgende Innervationsentladungen als Aktionsströme nachweisen könnte, so wäre erst die größte Wahrscheinlichkeit der Automatie des Atemzentrums im eigentlichen Sinne dargelegt (und — können wir hinzufügen — selbst dann würde nicht der strikte Nachweis

einer solchen erbracht sein, denn von den Schnittflächen der afferenten Bahnen würde die isolierte Oblongata doch noch weiter beeinflußt). Es sind dies gerade die aus den Atemmuskeln hervorgehenden afferenten Impulse, mit welchen insbesondere die neuerdings von Baglioni verfochtene Lehre vom reflektorischen Ursprunge des Atemrhythmus rechnet (s. bei Fischen p. 652).

Aber auch umgekehrt wird durch Schiffs Ergebnisse die Theorie einer autochthonen Automatie nicht abgetan, da eine Reihe von oben erwähnten, sagen wir Eigentümlichkeiten übrig bleiben, die eine erneute Nachforschung erfordern würden. Uebrigens handelt es sich überhaupt nicht um eine Entscheidung, welche von den beiden Theorien der Wahrheit entspricht, sondern nur um eine Wahrscheinlichkeitsbegründung.

Baglioni (20) verdanken wir auch eine Reihe von Nachweisen über die reflektorischen Verknüpfungen der Einzelmechanismen in dem so komplizierten Lungenatemakte des Frosches, worüber wir schon p. 739 gehandelt haben, wo auch Paris (150) hierher fallende Beobachtungen angeführt sind (s. auch den Abschnitt über die Bedeutung des Vagus für die Atembewegungen des Frosches p. 741). Bei voller Anerkennung der Wichtigkeit dieser Tatsachen scheint es uns aber, daß dieselben im Grunde nur eine regulatorische Bedeutung erweisen; auch wenn es gelingen würde, tatsächlich den ganzen Vorgang des Lungenatemaktes als eine lückenlose Kette von Teilreflexen zu deuten, ist dadurch noch keineswegs der Nachweis erbracht, daß der Atemrhythmus überhaupt peripher ausgelöst wird. Und auch eine Theorie, welche von einem automatischen Atemrhythmus, d. h. von in den zentralen Nervenorganen autochthon entstehenden rhythmischen Atemimpulsen ausgehen würde, müßte unumgänglich eine solche genaue reflektorische Regulierung der Einzelakte des Atemprozesses voraussetzen. — Baglioni (21) selbst hat keine Reflextheorie der Atembewegungen bei den Amphibien aufgestellt; er bemerkt nur, (21, p. 535), daß „der adäquate Reiz der Ateminnervation beim Larvenleben das Wasser (die Luft „Fremdreiz"), beim erwachsenen Tiere die Luft ist (das Wasser Fremdreiz)". Bei den Larven kommt aber schon sehr früh auch Luftatmung vor, und bei manchen imaginalen Urodelen besteht eine Wasserventilation der Mundhöhle usw. Jedenfalls wäre es unmöglich, eine Theorie über den Ursprung der Atembewegungen bei den Amphibien auf Grund der Berührungsreize aufzustellen.

Zuletzt hat Nikolaides (144, 145) (s. auch p. 745, 755) die Reflextheorie des Atemrhythmus beim Frosche zu stützen gesucht, und zwar durch Abhäutungsversuche, deren Ergebnisse er in dem Sinne deutet, daß die Haut (nebst den Vagis) als Hauptquelle der peripheren Atemimpulse aufzufassen ist.

Nach der Abhäutung wird bei den — wie in der zweiten Arbeit ausdrücklich betont wird — vagotomierten Tieren der Atemrhythmus eingestellt, und es erscheinen nur in minutenlangen Pausen (erste Arbeit:) kurzdauernde Atembewegungen bei geöffnetem Munde — (zweite Arbeit:) weites Aufreißen des Maules. Der Autor zieht daraus einerseits den Schluß, daß die Haut einen bedeutenden reflektorischen Einfluß auf das Atemzentrum ausübt, andererseits aber, daß auch nach „Ausschaltung der peripheren Reize" autochthon das Atemzentrum gereizt wird. Auch die Kokainisierung (bei normalen oder vagotomierten Fröschen?) der ganzen Haut soll die Atembewegungen stark beeinflussen, insbesondere verkleinern und zeitweise hemmen, bis

ein dauernder Atemstillstand erfolgt; nach gründlichem Wasserbade erscheint der Atemrhythmus wieder (es hat sich um keine zentrale Vergiftung gehandelt, denn reflektorisch konnte man immer Atembewegungen hervorrufen). — Bei den normalen Fröschen (berichtet die zweite Arbeit) hat die Abhäutung keine Sistierung der Atmung zur Folge. Babák und Kühnová (19) haben dem Autor entgegengehalten, daß die Abhäutung ohne Zweifel eine Shockwirkung hervorruft; neuerdings sieht der Autor aber darin, daß die Atemeinstellung nach der Abhäutung nur bei vagotomierten Fröschen vorkommt, eine Bestätigung seiner Ansicht, daß es die Ausschaltung der reflektorischen Hautimpulse ist, welche (bei gleichzeitiger Vernichtung der zentripetalen Vagusimpulse) die Atembewegungen sistiert.

Bisherige Untersuchungen und Ansichten über die chemische (Blut-)Regulation der Atembewegungen.

Wir verweisen den Leser behufs gründlicher Uebersicht der bis in die jüngste Zeit verbreiteten Ansichten über die Unabhängigkeit der Atembewegungen von den chemischen Bedingungen des inneren Mediums, d. h. über die Abwesenheit einer Blutregulation der Atemzentrentätigkeit bei den Amphibien auf Babáks Arbeit (16) und beschränken uns an dieser Stelle in aller Kürze auf die Anführung des Hauptsächlichsten.

Von einer flüchtig bei Edwards (72) erwähnten Beobachtung Humboldts abgesehen, hat wohl zuerst Rosenthal (163) in Wasserstoffatmosphäre von einer Dyspnoë „so deutlich, als dies bei Fröschen nur möglich ist", berichtet, während z. B. J. Müller (143) bei seinen Versuchen zwar die Frösche einige Stunden in Wasserstoffgas atmen ließ bis zum Aufhören der Atmung, aber keine Bemerkung darüber macht, daß irgendwelche Reizerscheinung in dem Atemrhythmus auftreten würde; wenn J. Müller aus der Rückkehr der Atembewegungen in der Luft den Schluß zieht, daß „die Ursache der ersten und dauernden Erregung der Medulla oblongata zur Entladung des Nervenprinzips nach den respiratorischen Muskeln das arterielle Blut ist", so handelt es sich eigentlich nur um eine Konstatierung, daß das arterielle Blut, d. h. Sauerstoff, eine Bedingung für eine dauernde Tätigkeit des Atemzentrums ist. Die vor der Lähmung im Wasserstoff entstehende Dyspnoë ist J. Müller entgangen; demgegenüber bemerkt Rosenthal, daß bei (jungen Kaninchen, Meerschweinchen, Fledermäusen und) Fröschen die dyspnoischen Erscheinungen stets auf das deutlichste ausgeprägt waren, wenn er in ein Gefäß mit dem Versuchstiere einen starken Strom reinen Wasserstoffgases leitete. Einzelheiten werden von Rosenthal nicht angegeben; wenn er schreibt, daß „in dem Maße, als die Luft durch H verdrängt wird, die Dyspnoë immer heftiger wird, bis zuletzt Krämpfe ausbrechen", so gilt dies wohl nur für die genannten Säugetiere. Wahrscheinlich hat er beim Frosche die weiter von uns geschilderten Aufblähungsperioden als „Dyspnoë" anfgefaßt, welche tatsächlich das auffälligste Zeichen der Erregung der Atemzentren bei der Erstickung sind.

Gegen diese Ansicht von der „Automatie" der Atemzentren in der Oblongata des Frosches hat sich entschieden v. Wittich gewendet und nachzuweisen gesucht, daß bei den „dekapitierten" (d. h. noch mit Mittelhirn ausgestatteten) Versuchstieren, deren Blut bald ungemein dunkel wird, niemals der Dyspnoë ähnliche Zustände vorkommen; das gleiche soll aus den Lungenexstirpationen und Vago-

tomien folgen; es bestehen da (nach Lungenexstirpation) nur schwache Kehlhautbewegungen, oder (nach Vagotomie) nur zuerst auf kurze Zeit gewaltsame Atembewegungen, aber sonst eine andauernde Atemlosigkeit; nach Verhinderung der Zirkulation soll keine vorherige Steigerung der Atembewegungen, sondern ebenfalls Atemlosigkeit zustande kommen.

In der weiteren Literatur wurde Rosenthals Angabe völlig vergessen, und erst als Babák (12) seinen Nachweis einer wahren (Sauerstoffmangel-)Dyspnoë beim Frosche geführt hatte, fand er nachträglich in Rosenthals Arbeit eine gelegentliche Schilderung des Verhaltens der erstickenden Frösche. Weder in Pflügers (153) und Auberts (4, 5) Untersuchungen in sauerstoffloser Atmosphäre oder im Vakuum (und W. Rosenthals (164) bei vermindertem Luftdruck), noch in Sokolows und Luchsingers (182) oder Langendorffs (115) Arbeiten über die Folgen der Zirkulationsunterbrechung wird über Reizerscheinungen des Atemrhythmus berichtet (Schiff, 169, und Schipiloff, 170, s. p. 758 und den folgenden Abschnitt); Pflügers Beobachtung einer „sehr schnellen“ Atmung in den ersten Minuten nach dem Beginne des Versuches läßt sich auf die reflektorischen Reizwirkungen der Manipulationen zurückführen, und der Autor selbst führt an, daß „Reizerscheinungen wie bei Warmblütern“ nicht vorhanden sind. Aubert hat in sauerstofffreier Luft gleich Pausenbildung wahrgenommen, nur selten soll eine „wirkliche Respirationsbewegung“ (= Lungenatembewegung) mit darauf folgenden Kehloscillationen aufgetreten sein (gewöhnlich nach einer spontanen Körperbewegung); auch selbständig traten die leichten Oscillationen der Kehle auf, aber sie wurden immer schwächer, bis sie verschwanden; das ganze Bild soll aber angeblich ganz ebenso oft auch in der Norm angetroffen werden. (Ueber Danilewskis Beobachtungen s. p. 749; über Wedenskij p. 735, 747.) Daß auch Sokolows und Luchsingers sowie Langendorffs Untersuchungen über den Einfluß der Behinderung der Zirkulation keine Förderung unserer Frage gezeitigt haben (da die Autoren vorwiegend der Periodik usw. der Atemtätigkeit ihr Augenmerk zuwendeten und die Lungen- und Kehlatembewegungen nicht genau unterschieden), darüber siehe den weiteren Abschnitt.

Danilewskis „Dyspnoë“- oder „Asthmaversuche“ bei Fröschen betreffen größtenteils keine eigentliche Dyspnoë, sondern reflektorische Aenderungen der Atembewegungen (s. in dem Abschnitte über reflektorische Beeinflussung des Atemrhythmus p. 749). Biedermann (35) hat verschiedene Asphyxieversuche an Fröschen bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über den Farbenwechsel ausgeführt, aber bemerkt nichts über das Verhalten der Atembewegungen.

Der von Bethe (32) gegebene Bericht über den derzeitigen Stand der Frage über die Atemregulation der Amphibien war demnach anscheinend gerechtfertigt: der Gasgehalt des Blutes soll ohne jeden Einfluß auf die Auslösung der Atembewegungen sein — das Atemzentrum der Amphibien (und — damals hat Bethe so geschlossen — der Fische) unterscheidet sich also in dieser Hinsicht wesentlich von den Atemzentren der höheren Wirbeltiere.

Seit Bethes Berichterstattung hat noch Robertson (160, 161) die Frage berührt, indem er bei Applikation oxydierender Mittel auf die ent-

blößte Oblongata des Frosches eine Beschleunigung, bei Einwirkung reduzierender eine Verlangsamung des Atemrhythmus beobachtete. Die gekünstelte Versuchsanordnung weicht allerdings sehr weit von der bisher hier geschilderten ab, aber man könnte vielleicht auch hier bei genauer Verfolgung der Art des Atemrhythmus noch weitere wertvolle Erfahrungen gewinnen. — SOPRANA (185) [der sich in dieser Frage auch auf ROLANDO (162) und BROUSSAIS (40) beruft], sieht zwar in der Venosität des Blutes einen Reiz für das Atemzentrum (und zugleich für die Endigungen des Lungenvagus in der Peripherie), aber sein Schluß ist unberechtigt, weil seine Versuchsmethode keine genaue Feststellung der Dyspnoë bringen konnte (s. BABÁK im folgenden Abschnitte). PARI (150) schließt sich demgegenüber unbedingt der BETHEschen Anschauung an; unter Wasser erstickte Frösche sollen niemals ein Anzeichen einer Dyspnoë aufweisen; bei normalen Tieren bedingt der Sauerstoffmangel und der Kohlensäureüberschuß nur eine Verlangsamung des Atemrhythmus (daß dieses Ergebnis der Nichtbeachtung der Lungen- und Kehlatembewegungen entstammte, s. im folgenden Abschnitte).

Endlich ist NIKOLAIDES (144, 145) anzuführen, der in seiner ersten Arbeit die nach dem Abziehen der Haut beim Frosche in minutenlangen Pausen erscheinenden kurzdauernden Atembewegungen bei geöffnetem Munde für den Ausdruck der nach der Ausschaltung der Hautatmung zustande kommenden Dyspnoë (zentralen Ursprunges) hielt; neuerdings spricht er nur vom weiten Maulaufreißen des Tieres, das er aber ebenfalls für eine dyspnoische Erscheinung hält; doch führt er im weiteren an, daß „nicht der Sauerstoffmangel und die Kohlensäureanhäufung durch Reizung des Atemzentrums die Atembewegungen auslösen", denn in diesem Falle müßten die letzteren nach der Ausschaltung der Hautatmung (durch Abziehen) frequenter werden; demgegenüber hält er einerseits die Vagi, andererseits die Haut für im ganzen gleich wichtige Quellen der reflektorischen Auslösungsimpulse des Atemrhythmus. Wir können aber die nach der Abhäutung erscheinenden Störungen des Atemrhythmus keinesfalls als geeignet für die Entscheidung über den reflektorischen oder zentralen Ursprung der Atembewegungen anerkennen. Außerdem wenden wir uns gegen die unberechtigte Verwendung des in ganz anderem Sinne determinierten Begriffes „Dyspnoë" für die von NIKOLAIDES nach der Abhäutung beobachteten Maulbewegungen; sonst verweisen wir auf das von uns über jeden Zweifel erhobene Vorkommen einer echten, durch zentrale Reizung bedingten Dyspnoë der Amphibien bei Sauerstoffmangel (s. den weiteren Abschnitt).

PARI (150) erwähnt eine Arbeit von ZEEHUIZEN (216), wo angeblich über „dispnea di frequenza e di profondità" beim Sauerstoffmangel (und bei Kohlensäureüberschuß?) berichtet wird, doch blieb uns diese Abhandlung unzugänglich.

Die neuen Beweise für die Beeinflußbarkeit des Lungenatemzentrums durch den Sauerstoffmangel des Blutes.

Die Einhelligkeit der bis in die jüngste Zeit verbreiteten Anschauungen über das Bestehen eines wesentlichen Unterschiedes zwischen der Atemzentrentätigkeit der Amphibien resp. der Frösche und jener der übrigen Wirbeltiere hatte auch BABÁK (9) in seiner Arbeit über die Atembewegungen der Froschlarven (bei denen durch

Sauerstoffüberschuß eine sehr auffällige Apnoë, durch Sauerstoffmangel eine ebenso deutliche Dyspnoë ausgelöst wird) dazu geführt, die außerordentlich feine Regulierung ihrer Atemzentren durch die Aenderungen des Sauerstoffgehaltes im inneren Medium für eine bemerkenswerte, mit den speziellen ökologischen Bedingungen im Zusammenhange stehende Abweichung zu erklären (s. den Abschnitt über die Atemzentren der larvalen Formen) und es als ein wichtiges Problem hinzustellen, die völlige Umwälzung der Atemzentrenfunktion während der Metamorphose des Frosches zu verfolgen.

Es waren zuerst die von Babák und Kühnová (19) an erwachsenen Exemplaren von *Salamandra maculosa*, die in einem verschließbaren Glasgefäße frei beobachtet wurden, gewonnenen Erfahrungen, welche Zweifel an dieser Sonderstellung der Amphibien erweckten. Bei den Erstickungsversuchen in Wasserstoffatmosphäre ergab sich dabei eine unzweideutige, durch den Sauerstoffmangel des Blutes bedingte dyspnoische Beschleunigung der Atembewegungen, die jedoch die Lungenatembewegungen allein betraf, welche zuerst gegenüber der Norm, in der sie oft kaum anzutreffen sind, auffallend zahlreich wurden; aber für die zentrale Wirkung des Sauerstoffmangels sprechen noch überzeugender als diese Erstickungsversuche (bei denen man ja auch an periphere Reize u. dgl. denken könnte) die Beobachtungen während der Erholung von der Sauerstoffmangellähmung, bei der diese Vermehrung der Lungenatmungen so mächtig wird, daß sogar ein (allerdings unregelmäßiger) Lungenatemrhythmus entsteht. Demgegenüber verhalten sich die Kehlatembewegungen völlig abweichend: während der Erstickung nimmt man eine progressiv immer deutlichere Abnahme ihrer Anzahl wahr, aber sie überdauern dabei doch die Lungenatembewegungen, erscheinen zuletzt periodisch, indem Atempausen und unregelmäßige Atemgruppen auftreten, bis nach zuweilen krampfartigen Einziehungen des Mundbodens die Atmung sistiert wird; während der Erholung erscheinen wiederum diese periodischen Kehloscillationen, und erst verhältnismäßig spät — nach verschiedenen Unregelmäßigkeiten — kommt der normale Kehlatemrhythmus zustande, aber ohne jedes Reizanzeichen. Die Lungenatembewegungen kommen erst nach den ersten Kehlatmungen zum Vorschein, um rasch in auffällige Dyspnoë überzugehen. Diese Lungenatemdyspnoë sieht man lange Zeit bestehen und nur allmählich abklingen, so daß oft erst nach einigen Stunden das normale Verhalten wiederkehrt: in diesen Fällen wurde wohl das Lungenatemzentrum schon stärker geschädigt; deswegen sind die Erstickungsversuche sorgfältig zu überwachen (am besten ist es, unmittelbar nach der starken Abnahme der Lungenatemzahl wieder Luft einzulassen).

Diese Erkenntnis — daß die Lungenatembewegungen während der Erstickung und noch auffälliger während der folgenden Erholung dyspnoisch vermehrt werden — hat sich im weiteren auch auf die Frösche ausdehnen lassen. Babák (12) hat auch hier von allen Manipulationen, deren starke reflektorische Einwirkung auf den Atemapparat bekannt ist (Fesselung, Registrierung usw.) Abstand genommen und die Tiere unter sonstiger Ruhe in einem verschlossenen Glasgefäße beobachtet, das mit frischer Luft oder Wasserstoff gefüllt werden konnte (wobei die reflektorischen Einflüsse der betreffenden

Manipulationen besonders festgestellt wurden). Die gewöhnlichen Froscharten der Laboratorien (*Rana fusca*, *R. esculenta*) zeigen im Wasserstoff folgendes Atembild: die Kehlatembewegungen nehmen in der Regel immerfort progressiv ab, um zu verschwinden, wenn die bald nach Beginn des Erstickungsversuches und später stärker vermehrten Lungenatmungen wieder stark verlangsamt werden, um endlich auch auszubleiben. In der ersten Zeit der Beschleunigung der Lungenatembewegungen handelt es sich um öfters erscheinende isolierte, dann auch zu kleinen Perioden gruppierte „ventilierende" Lungenatmungen, später sehen wir „aufblähende" Atemperioden (s. p. 736), deren erste Glieder auch noch von „ventilierender" Art sein können; dann folgen reine „Aufblähungsperioden" (mit starken Endeffekten), wobei aber noch in den Pausen zwischen ihnen der Kehlatemrhythmus besteht, die Zahl der Lungenatemzüge in den Perioden nimmt zu, die Zahl der Kehloscillationen zwischen den letzteren ab, zugleich mit starker Verkleinerung der Amplitude (insbesondere nach den Lungenatemperioden); noch später setzen die Kehlatmungen in den Pausen der Lungenatmung aus, um nur kurz vor den Lungenatemperioden zu erscheinen; endlich fehlen die Kehlatmungen zuweilen vollständig, und die rasch sich entwickelnde Abnahme der Lungenatembewegungen veranlaßt uns, den Versuch zu unterbrechen.

Nach vorsichtigem Einlassen der Luft zu dem Tiere leiten gleich die ersten von den „letzten" Lungenatmungen des asphyktischen Tieres einen ununterbrochenen Lungenatemrhythmus ein; nach einiger Zeit tauchen hier und da dazwischen isolierte, allmählich frequenter werdende, sogar dann zwischen je zwei Lungenventilationen, zuerst isoliert, später gruppenweise angeordnete Kehloscillationen auf, bis endlich die Norm hergestellt wird.

Die Kehlatmungen weisen während der Erstickung allmähliche Depression, während der Erholung allmähliche Restitution zur Norm auf, ohne Reizzustand; die Lungenatmungen zeigen während der ersten Phase der Erstickung und (noch mehr) der Erholung einen deutlichen Erregungszustand, in der zweiten Phase der Erstickung werden sie gelähmt. Dieses Verhalten der beiden Arten Atembewegungen bewirkt, daß man, wenn man sie nicht streng auseinanderhält, während der Erstickung eine progressive Abnahme, bei der Erholung eine progressive Zunahme (aber nur zur Norm) der Gesamtzahl der Atembewegungen konstatiert, also „keine Spur einer Dyspnoë" findet.

In dem eben geschilderten Atembilde der Erstickung und Erholung haben wir auch schon hervorgehoben, daß sich die dyspnoische Vermehrung der Lungenatembewegungen in den beiden Phasen des Versuches unterscheidet. Die Erstickungsphase ist im späteren Verlaufe insbesondere durch die mächtig aufblähenden Atemperioden charakterisiert, die Erholungsphase zuerst durch ununterbrochenen „ventilierenden" Lungenatemrhythmus: im ersten Falle kann mit Recht ein angestrengtes Ringen um Erreichung einer Spur Sauerstoff für die Lungenatemfläche erblickt werden (wobei die Drucksteigerung in den bis zum Platzen stark gefüllten Lungensäcken wohl ebenfalls als eine den Gaswechsel fördernde Einrichtung aufzufassen ist); im zweiten Falle ist das durch den Sauerstoffmangel erschöpfte Lungenatem-

zentrum nach der Rückkehr der Sauerstoffzufuhr äußerst erregt, aber löst nur sehr schnelle (bis jede Sekunde) ventilierende Lungenatmungen aus, welche, da größtenteils dasselbe Luftquantum — bei der Abwesenheit der Kehlatmungen — zwischen den Lungen und Mundhöhle verschoben wird, allerdings nicht so wirksam sind wie die aufblähenden Perioden der Erstickungsphase; da es sich aber hier wieder um ein ausgiebiges Durchmischen der sauerstoffhaltigen Atemluft handelt, und in Anbetracht des kaum vollständigen Nasenverschlusses (also der Möglichkeit einer partiellen Lufterneuerung sogar bei diesem Atemtypus, s. p. 734) wird das Blut doch bald sauerstoffhaltiger gemacht, und die nachher erscheinenden Kehlatmungen beginnen bald für die Vorbereitung frischer Atemluft zu sorgen. Es würde vielleicht gelingen, bei geeigneter „Dosierung" der Erstickung das Atembild der Erholung abzuändern (s. übrigens etwas später die Folgen der Zirkulationsbehinderung).

Ueber die verschiedenen Abänderungen der Erstickungsversuche (z. B. durch einen protrahieren Aufenthalt in einem verschlossenen Wasserquantum usw.), die zu den wesentlich übereinstimmenden Ergebnissen geführt haben, s. ausführlich bei BABÁK (16). Wo die Erstickung weit getrieben worden war, erschienen — wohl wegen Schädigung des zentralen Apparates der Lungenatmungen — nach längerer Zeit zuerst schwache unregelmäßige (oft periodische) Kehlatmungen (nachdem die Hautatmung den nötigen Sauerstoffgehalt besorgt hatte); die Störung der Atemzentren kann sich auch durch beständige reflektorisch bedingte Quakbewegungen, durch lange andauerndes Maulaufreißen, ja auch durch Luftschnappen (s. p. 728) usw. kundgeben; bei noch stärkerer Schädigung kommt die Erholungsdyspnoë sogar erst nach einer halben Stunde zustande, oder überhaupt nicht mehr, indem nach unregelmäßig verteilten Lungenatmungen das Tier stirbt.

Aus seinen Versuchsergebnissen hat BABÁK (12, 15, 16) die Berechtigung abgeleitet, ein spezielles Lungenatemzentrum und Kehlatemzentrum anzunehmen, zur Bezeichnung der wesentlichen Verschiedenheit der diese beiden Arten von Atembewegungen bedingenden zentralen Atemmechanismen (s. darüber den folgenden Abschnitt); es ist nun bemerkenswert, daß die lungenlosen Salamandriden das durch den Sauerstoffmangel erregbare Lungenatemzentrum verloren haben, während das übriggebliebene Kehlatemzentrum diese Eigenschaft nicht erworben hat (s. den folgenden Abschnitt).

Gegenüber den Sauerstoffmangelversuchen, die mit einer auffälligen Dyspnoë verbunden sind, wären nun Sauerstoffüberschußversuche von Interesse, bei denen apnoische Zustände sich entwickeln könnten (s. BABÁK bei Fischen, dies. Handb. p. 638). Schon ARONSON (3) hat unter LANGENDORFFS Leitung Apnoë hervorzubringen versucht, indem er behufs künstlicher Ventilation in die Lungen eine Kanüle einband; auch wenn das Blut durch seine Farbe eine ausgiebige Sauerstoffanreicherung kundgab, bestanden die normalen Kehl- und Lungenatmungen weiter; niemals wurde eine Verlängerung der Pausen wahrgenommen. GRAHAM BROWN (90) hat allerdings vor kurzer Zeit nach Entblößung der Lungen apnoische Zustände — seltenere und kleinere Atembewegungen bis Atemstillstand — verzeichnet und auf die größere (auch von außen bewirkte) Sauerstoffanreicherung des Blutes (gegenüber der normalen Ventilation mit gemischter Atemluft) zurückgeführt. Uns scheinen aber diese beiden

Angaben nicht genug begründet zu sein, da sie unter viel zu unnatürlichen Bedingungen gewonnen wurden und außerdem sich widersprechen. Unsere diesbezüglichen Untersuchungen haben bisher zu keinen eindeutigen Ergebnissen geführt (insbesondere hat sich da eine starke reflektorische Reizung in reiner Sauerstoffatmosphäre usw. ergeben). Um so schöner läßt sich Apnoë bei den Froschlarven durch reiche Sauerstoffversorgung auslösen (s. Babák, 9).

Um die physiologischen Eigenschaften des Lungenatemzentrums der Amphibien näher zu erforschen, hat Babák (16) mit seinen Mitarbeitern eine Reihe von verschiedenen Versuchsanordnungen benützt. Wir wollen zuerst flüchtig über die Temperaturversuche berichten.

Schon bei Holmes (105) haben wir die richtige Bemerkung gefunden, daß man in der Kühle fast keine „Körper- oder Nasenbewegung" während des Atemgeschäftes des (ruhigen) Frosches auslösen kann. Paris (150) Ergebnisse über in der Kopf- und Coccygealregion applizierte Wärmereize (40—50°!) bei normalen und vagotomierten Fröschen, aus denen er eine direkte Zentrenbeeinflussung nebst der indirekten erschließt, lassen die Auseinanderhaltung der beiden Arten Atembewegungen vermissen. Wir haben in den Arbeiten an Libellenlarven und Fischembryonen nachgewiesen, daß je nach den Sauerstoffbedingungen des Zentralnervensystems die Beschleunigung des Atemrhythmus verschiedenartig ausfällt. Nun liegt bei den Fröschen das auf Sauerstoffmangel des Blutes eingerichtete Lungenatemzentrum vor, nebst dem durch den Sauerstoffreiz des Blutes nicht erregbaren Kehlatemzentrum. Die Erhöhung der Temperatur bewirkt zugleich auch Steigerung des Sauerstoffbedarfes; wie werden sich die beiden Atemzentren verhalten? Der Erwartung gemäß hat sich herausgestellt, daß mit steigender Temperatur unvergleichlich mehr die Lungen- als die Kehlatembewegungen vermehrt werden; abgesehen von den reflektorischen Bedingungen wirkt bei der Steigerung der Temperatur auf das Lungenatemzentrum fördernd einerseits der direkte Temperatureinfluß (Erwärmung des Gehirns), andererseits der indirekte, d. h. der entstehende Sauerstoffmangel. Bei dem Kehlatemzentrum kommt nur die erste Wirkung zur Geltung, doch, wie Babák ausdrücklich erwähnt, ist diese merkwürdig gering, ja sie scheint oft überhaupt zu fehlen (die Einzelheiten s. im Original und weiter im Abschnitte über das Kehlatemzentrum).

Bei niedrigen Temperaturen werden bei manchen Versuchstieren gar keine Lungenatmungen beobachtet (s. oben). Diese Tiere zeigen dann erst gegen 20° C vereinzelte Lungenatmungen, welche weiter beschleunigt werden: man kann da in erster Reihe an die indirekte Temperatureinwirkung denken, denn schon gegen 30° C werden die Lungenatmungen deprimiert, um bei nachheriger Abkühlung einen ununterbrochenen Atemrhythmus aufzuweisen, ähnlich wie bei den Erstickungsversuchen (s. oben). Die direkte Temperaturwirkung läßt sich besser bei den aus unbekannten inneren Gründen schon bei niedrigen Temperaturen verhältnismäßig zahlreiche Lungenatmungen aufweisenden Tieren sicherstellen.

An dieser Stelle müssen wir die Versuche von Couvreur und Gautier (64—66 anführen, bei denen auch die „thermische Polypnoë" des Frosches untersucht wurde; es wird eine „eigentliche" thermische Polypnoë im Wärmeschranke und eine solche bei alleiniger Erwärmung des Kopfes unterschieden, wobei im zweiten Falle

die Anzahl der Kehlatembewegungen allein (bei geöffneten Nasenlöchern) vermehrt werden soll, im ersten auch diejenige der Lungenatmungen; da es sich aber den Autoren nur um Entscheidung der Frage handelte, ob hierin „une lutte contre la chaleur“ zu erblicken ist (s. die Reptilien), so finden wir da keine eingehende Berücksichtigung des von uns in Angriff genommenen Problems. Im ganzen haben die Autoren nachgewiesen (durch vergleichende Versuche mit Tamponierung der Mundhöhle), daß die Polypnoë des Frosches bei der Temperaturerhöhung keine Hilfe gegenüber Ueberhitzung leistet.

In einer Reihe von Versuchen haben wir versucht (16), durch chemische Agentien einen Sauerstoffmangel im Körper hervorzurufen; die diesbezüglichen Untersuchungen sind bisher nur teilweise veröffentlicht worden. Durch Kohlenoxyd (Hepner, 96) läßt sich beim Frosche bei geeigneter Versuchsanordnung eine außerordentliche Dyspnoë, von der während der Erstickungsphase der Wasserstoffversuche (s. oben) geschilderten Art nachweisen, die in der Luft nach rascher Lösung der Kohlenoxydhämoglobinbindung bald verschwindet. Die bedeutendste, stundenlang andauernde und oft zum Erstickungstode führende Dyspnoë läßt sich durch Vergiftung mit Natriumsulphantimoniat erzielen, bei der die Sauerstoffversorgung durchgreifend gestört wird (infolge der festen Hämoglobinbindung); aber durch fein abgestufte Dosierung ließ sich auch hier ein nur vorübergehendes, allerdings der Kohlenoxydvergiftung gegenüber weit beharrlicheres Erstickungsbild auslösen.

Von großer Bedeutung für die Anschauung über die Funktion der Atemzentren der Amphibien wären die Abänderungen des Atemrhythmus nach Unterbrechung der Zirkulation und Entblutung, eventuell nach Transfusion. Die Arbeit von Sokolow und Luchsinger (182) hat sich mit Verfolgung der periodischen Atmung während der Erholung von einer durch Kompression der Aorta verursachten Gehirnerstickung beschäftigt (s. darüber im Abschnitte über die Periodik der Atemrhythmen), doch läßt sich nicht entscheiden, ob die Autoren wirklich „nur die Inspirationen (Schluckbewegungen) der Kehlhaut“ (= Lungenventilationen) verzeichnet haben; außerdem waren die Manipulationen bei der Versuchsanstellung mit unberechenbaren reflektorischen Einflüssen verbunden. Burkart (46) erwähnt gelegentlich, daß nach Verdrängung des Blutes durch Kochsalzlösung „die schönsten Atembewegungen“ vorhanden sein können. Langes (114) Arbeit war mir nicht zugänglich. [Schiff (169) und] Schipiloff (170) hat bei den nach Unterbrechung zentripetaler Bahnen atemlosen Fröschen bei Entblutung einige Atembewegungen (zugleich mit anderen Bewegungserscheinungen) auftreten sehen, aber diese nur für die Folge einer Reizbarkeitssteigerung des Zentralnervensystems durch die Asphyxie gehalten. Die Periodik des Atemrhythmus, der sie ihr Augenmerk ausschließlich zugewendet haben, läßt sich in der Richtung der von uns getroffenen genauen Unterscheidung nicht genau charakterisieren (s. übrigens die in unseren Versuchen beobachteten periodischen Erscheinungen). Langendorff (115) hat geplant, bei seinen Versuchen nur die „wahren Atembewegungen“ zu berücksichtigen, obwohl seine Methodik auch die (wenigstens stärkeren) Kehlatmungen zu registrieren imstande war; es besteht also auch da Ungewißheit der Ergebnisse.

Nach Behinderung des Blutzuflusses zur Oblongata erschienen Verlangsamung der Atmung, verschieden lange Pausen, zuweilen sehr starke Atemzüge (etwa Aufblähungsperioden?). Der Autor wendet sich entschieden gegen v. Anrep, der von unmittelbarer Beschleunigung des Atemrhythmus geschrieben haben soll. Im weiteren Verlaufe des Versuches soll die „Norm“ (?) erscheinen, später kommt periodische Atmung zustande, endlich vereinzelte Atmungen und Atemstillstand. Nach Erneuerung des Blutkreislaufes kehren die Atembewegungen um so früher zurück, je kürzer die Unterbindung gedauert hat: in der Regel sieht man dabei periodische Atmung, fortschreitende Verkürzung der Pausen und Vermehrung der Atemzüge in den Perioden. Nach Entblutung wird ebenfalls periodisches Atmen wahrgenommen. Ein sehr verschiedenes Verhalten wird unmittelbar nach der Transfusion beobachtet, ohne daß entschieden werden könnte, was willkürlich, was reflektorisch oder durch Blutverlust oder Salzeinwirkung bedingt ist; erst später besteht ein regelmäßigerer Atemrhythmus mit Uebergängen zur periodischen Atmung, was der Autor eingehend schildert; endlich werden nur „aufgelöste Gruppen“ und sehr lange Pausen angetroffen (s. auch den Abschnitt über die Periodik der Atemrhythmen).

Endlich müssen wir Martius (131) anführen, dessen Transfusionsversuche ergeben haben, daß nur nach unvollständiger Blutverdrängung, also eigentlich nur bei (wenn auch weitreichender) Blutverdünnung die „Salzfrösche“ am Leben erhalten werden können, wobei sie sich nach einmaliger oder nicht lange fortgesetzter Blutverdünnung wie entgroßhirnte Tiere verhalten sollen (insbesondere sollen da sehr oft Quakbewegungeu vorkommen), nach zweimaliger oder einer einzigen, aber gründlichen, schwerer betroffen werden, keine Quakbewegungen und unregelmäßigen Atemrhythmus, insbesondere periodischer Natur aufweisen; bei wiederholter starker Ausspülung werden die Atembewegungen überhaupt vermißt oder sie erscheinen nur auf kurze Zeit, isoliert, ganz unregelmäßig, bei verstärkter reflektorischer Reizbarkeit (= Rückenmarksfrosch), ohne daß eine Erholung mehr zustande käme. — Neuerdings hat Herlitzka (98, 99) ausgedehnte Untersuchungen über die Bedingungen des Ueberlebens des Zentralnervensystems des Frosches veröffentlicht, in denen er insbesondere nach Zugabe von Harnstoff u. a. gute Resultate erzielte; doch waren die Atembewegungen nur in einigen Fällen, und zwar periodisch, vorhanden. Viale (193) hat dann mit verdünntem Meerwasser insbesondere nach Zugabe von Harnstoff und anderen lipoidlösenden Stoffen sehr lange auch Respirationsbewegungen wahrnehmen können, ohne ihnen allerdings eine spezielle Aufmerksamkeit gewidmet zu haben.

Mit H. cand. med. J. Hepner (96) hat Babák (16) zahlreiche Untersuchungen zur Beleuchtung dieser Frage angestellt, mit Berücksichtigung der neuesten Fortschritte in der Erforschung des Atemmechanismus der Amphibien. Es wurde möglichst nur die Region des Aortenursprunges eröffnet und der Einfluß einer fingierten Zuklemmung der Aorta auf die Atembewegungen und endlich der Einfluß einer wirklichen, sogar wiederholten Unterbrechung und Herstellung der Zirkulation beobachtet. Die erste Zuklemmung vermindert stark die Kehlatem- und vermehrt deutlich die Lungenatemfrequenz; schon nach kurzdauernder Zirkulationseinstellung (z. B. 4 Minuten) erfordert die Rückkehr zur „Norm“ längere Zeit. Als Zeichen dafür, daß trotz der scheinbaren „Norm“ das Zentral-

nervensystem noch nicht vollständig restituiert ist, zeugt dann der Erfolg der neuen Zuklemmung: sehr rasch werden die Lungenatmungen stark vermehrt, es erscheinen aufblähende Lungenatemperioden, bald aber werden die Lungenatmungen fast eingestellt, und es bleiben nur die Kehlatmungen übrig, welche sich zuerst unregelmäßig verhalten, aber seltener und bedeutend schwächer sind als in der Norm und später periodisch werden. Die Wiedereröffnung der Aorta hat eine andere Folge als vorher: es erscheint jetzt die mächtige ununterbrochene, für die Erholungsphase der Erstickungsversuche in Wasserstoffatmosphäre (s. weiter oben) charakteristische, nur bedeutend längere Lungenatemdyspnoë. Wahrscheinlich handelt es sich da schon um eine eingreifende Schädigung des Lungenatemzentrums, ähnlich wie bei den erwähnten Asphyxieversuchen. — Wird nun die Zuklemmung in diesem Zustande wiederholt, so wird die Regelmäßigkeit der Dyspnoë gestört, es erscheinen Aufblähungsperioden, Kehlatembewegungen und nach Herstellung der Zirkulation ausgeprägte Aufblähungsperioden in ununterbrochenem, ventilierendem Lungenatemrhythmus.

Nach Abschneiden der Herzspitze sehen wir ein ähnliches Verhalten der Atembewegungen wie nach Unterbrechung der Zirkulation durch Zuklemmung (insbesondere aufblähende Perioden), nur daß der ganze Verlauf der Erstickung schneller ist. Kommen bei den Zirkulationshemmungen einerseits Folgen des Sauerstoffmangels, andererseits sonstige Störung der normalen Ernährung, des Stoffaustausches zwischen dem Blute und den Nervenzellen zur Geltung, so könnte bei der Entblutung auch noch die Entleerung der Blutgefäße (Verringerung des inneren Druckes im Gehirne?) ins Gewicht fallen.

Im ganzen überwiegt in dem Bilde der Folgen der Zirkulationsunterbrechung und Entblutung der Symptomenkomplex der oben geschilderten einfachen Erstickung, nur daß der Verlauf der Störungen jäher ist, wohl infolge der gleichzeitigen sonstigen Ernährungsstörungen, während bei der bloßen Erstickung das zirkulierende Blut noch seine übrigen Funktionen weiter erfüllen kann. Die Ergebnisse dieser Versuche liefern aber neue Stützen zu der oben vorgetragenen Anschauung über die Einstellung des Lungenatemzentrums auf den Sauerstoffgehalt des inneren Mediums.

Ueber die Beziehung des Atembildes bei der Erstickung zu den einzelnen Gehirnabschnitten hat unter Babáks Leitung Dýšek (70) Versuche ausgeführt (s. auch Babák, 16); es wurde schon oben über das normale Verhalten nach der Entfernung der einzelnen Gehirnabschnitte referiert (p. 755). Ohne Großhirn verlaufen die Erstickungssymptome rascher, sehr bald werden vermehrte bis ununterbrochene Lungenatembewegungen wahrgenommen, auch Aufblähungsperioden können erscheinen, nach baldigem Verschwinden der Kehloscillationen. Auch ohne Zwischenhirn ist der Verlauf der Erscheinungen an den Atembewegungen ein ähnlicher wie bei den normalen oder großhirnlosen Fröschen, sowohl bei der Erstickung als auch bei der Erholung, nur daß die Erstickungslähmung sehr bald erfolgt und die Erholung gedehnt ist. Ohne Mittelhirn wird die Lungenatemdyspnoë weit eher während der Erholung verzeichnet, da die Erstickung äußerst rasch zustande kommt (s. p. 756), doch wird bei weitem nicht dasjenige Bild der Dyspnoë erreicht, wie bei normalen

oder groß- und zwischenhirnlosen Tieren; die ungemeine Empfindlichkeit der übriggebliebenen Zentralmechanismen der Atmung bei den Oblongatafröschen gibt sich auch dadurch kund, daß sehr leicht schon ein wenige Minuten dauernder Aufenthalt in Wasserstoffatmosphäre schwere Schädigungen derselben herbeiführt, so daß schon jene Symptome bei der Erholung auftreten, die wir oben bei stundenlang protrahierten Erstickungsversuchen an normalen Tieren beschrieben haben.

Diesen Ergebnissen ist zu entnehmen, daß auch schon die in der Oblongata allein vorhandenen Atemmechanismen im wesentlichen nicht nur den normalen Lungenatemakt vollbringen können, sondern daß sie auch einer gewissen Regulation des Lungenatemrhythmus durch den Sauerstoffgehalt des Blutes fähig sind. Da hier aber in der Regel die Kehlatembewegungen, also ein integrierender rhythmischer Teil des ganzen Atembildes fehlt, und ohne die proximalen Gehirnabschnitte das andauernde widerstandsfähige Funktionieren des „Oblongata-Atemzentrums“ weitgehend gestört ist, muß diesen proximalen Gehirnabschnitten, insbesondere dem Mittelhirne, ein bedeutender Anteil an der nervösen Regulation des Atemgeschäftes zuerkannt werden. Wir möchten dafürhalten, daß auch die so wichtigen Modifikationen des Lungenatemrhythmus, die als „aufblähende“ und „entleerende“ Atmungen bezeichnet werden (s. p. 735), wesentlich von dem Mittelhirne aus reguliert werden (obwohl sie von Knoll, 110 und Graham Brown, 90 auch als bei den Oblongatafröschen vorkommend angegeben werden). Wahrscheinlich wird durch das Mittelhirn sowohl die ausgiebige Blutregulation, als auch die reflektorische Beeinflußbarkeit der Atembewegungen bedingt, und außerdem scheint auch das „Kehlatemzentrum“ besonders vom Mittelhirne abhängig zu sein. (Endlich bleibt noch die Möglichkeit übrig, daß auch die Gaswechselverhältnisse des ganzen Körpers auf irgendwelche Weise von dem Mittelhirne abhängig sind, teilweise auch von den weiteren proximalen Gehirnabschnitten, s. p. 756.)

Ueber die „zentrale oder Blut“-Einwirkung des Kohlendioxyds auf die Tätigkeit der zentralen nervösen Atemmechanismen liegen bis heute keine entscheidenden Erfahrungen vor. Das, was v. Wittich (214), Kropeit (113), Winterstein (206), Couvreur (62) beobachtet haben, läßt sich als reflektorische Reizfolge oder Narkosewirkung deuten (s. p. 749), worüber besonders sorgfältig Winterstein berichtet, der, ähnlich wie bei den Warmblütern, ein Erregungsstadium (mit Abwehrbewegungen, Einstellung der Kehloscillationen, Auslösung von Lungenatmungen, insbesondere auch Aufblähungsperioden) und ein Lähmungsstadium unterscheidet, von denen Kropeit das erstere wegen seiner Kürze und verhältnismäßigen Undeutlichkeit gegenüber dem der Warmblüter übersehen hat (es hat Kropeit wohl zu starke Konzentrationen angewendet). Winterstein hat durch Karbolsäure am freigelegten Rückenmarke die sensiblen Elemente getötet und die motorischen in erhöhte Reizbarkeit versetzt, ohne bei diesen Tieren in Kohlensäureatmosphäre eine Spur der beschriebenen Erregungserscheinungen entdecken zu können, die demnach als rein reflektorische gelten müssen.

Nach COUVREUR (62) wird durch einen Kohlensäurestrom die Zahl der Atembewegungen bei einem unter einer Glocke sitzenden Frosche sehr bald (3 Minuten) von 24 auf 44 vermehrt, angeblich nicht von der Haut aus; aber es ist nicht ersichtlich, auf welche Weise er die reflektorische Wirkung ausgeschlossen hat. Auch Oblongatafrösche weisen im Kohlensäuremedium eine ähnliche Erscheinung auf (von 14 auf 40), nach Abtragung des Abschnittes mit der Kleinhirnleiste steigt die Zahl der Atmungen von 24 auf 30, auch noch nach Durchschneidung oberhalb des Abganges des N. VII wurde die Atmung (vorher schwach und in Pausen vorhanden) regelmäßig und tiefer, wogegen nach der Schnittführung hinter dem N. VII die Atmungen (16 schwache in 1 Minute) unverändert blieben. Es wird daraus geschlossen, daß an der betreffenden Stelle ein für Kohlendioxyd empfindlicher Atemmechanismus vorhanden ist, der aber nicht mit dem Atemzentrum zusammenfallen soll. — Es ist schwer abzuschätzen, inwieweit es sich da wirklich um zentrale oder, was höchst wahrscheinlich ist, um reflektorische Erscheinungen handelte. Uebrigens sind die als Norm angegebenen Zahlen (da allem Anschein nach Zählungen der Lungenatembewegungen vorliegen) ganz abnorm hoch. (COUVREUR selbst glaubt, daß die Venosität des Blutes keine Hauptursache des Athemrhythmus vorstellt, sondern ist geneigt in erster Reihe an tonische Vaguseinflüsse zu denken.)

In Anbetracht der weiter unten angeführten Untersuchungen BABÁKS (9) an Froschlarven scheint es, daß die Kohlensäure kaum als ein Blutreiz des Atemzentrums anzusehen ist (s. auch bei den Fischen). Zur Entscheidung der Frage wären Durchspülungsversuche mit künstlich veränderten Medien erwünscht; wir haben solche Untersuchungen begonnen, aber noch keine eindeutigen Ergebnisse erzielt, wegen der methodischen Kompliziertheit solcher Versuche.

Ueber die Verschiedenheiten in der Entwicklung der Regulierbarkeit der Atemzentren durch den Sauerstoffgehalt des inneren Mediums bei den verschiedenen Amphibien s. die folgenden Abschnitte und den spez. Teil.

Eine spezielle Beachtung erfordern MOCHIS (141) Versuche, bei denen der in einer plethysmographischen Vorrichtung vermittels am Kopfe zirkulär abgeschnittener Hautlappen befestigte und eine „dispnea riflessa" aufweisende Frosch, auch nachdem sowohl der Hinter- als auch der Vorderkörper in reinem Sauerstoff sich befand, keine Apnoë, sondern nur Verlangsamung der Frequenz zeigte, während in Wasserstoffatmosphäre gewöhnlich die Totalzahl der Lungenatmungen deutlich noch kleiner wurde. Der Autor schließt daraus, daß die Lungenatmungen für sich genommen niemals ein Kriterium abgeben können, ob eine „vera dispnea" vorhanden ist oder nicht; als Anzeichen einer solchen gibt er an: 1) eine Vermehrung (und eventuell Verstärkung) der Lungenatmungen bei Erhaltensein der Kehloscillationen zwischen je zwei Lungenrespirationen (denn ohne die letzteren ist der Lungenatemakt nicht „komplett"), 2) auch ohne Kehloscillationen kann „vera dispnea" vorhanden sein, wenn zu den „ventilierenden" noch „aufblähende" und „entleerende" Lungenatmungen hinzukommen. Dazu ist zu bemerken, daß wir einerseits als die typisch dyspnoische Erscheinung während der Erstickung nicht allein die Vermehrung der Lungenrespirationen, sondern auch die vielen Aufblähungsperioden ausdrücklich hervorgehoben haben; während der Erholung aber muß man bei *Rana*, *Hyla* u. a. auch den ununterbrochenen Rhythmus der bloß „ventilierenden" Lungenatmungen als Dyspnoë auffassen, in Anbetracht des Umstandes, daß, wie wir p. 734 betont haben, auch in diesem Falle, ohne Einschaltung der Kehloscillationen, eine Auffrischung der Atemluft in den Lungen möglich ist; übrigens sieht man bei *Bufo*, *Sala-*

mandra, Triton u. a. eben als Aequivalent dieses ununterbrochenen Lungenatemrhythmus dasjenige Verhalten auftreten, welches allein MOCHI als „vera dispnea" auffassen will (während es bei *Rana* u. a. erst im weiteren Verlaufe der Erholung zum Vorschein kommt), womit MOCHIS Einwand völlig widerlegt ist. — Seine eigenen Versuche aber an exzessiv gereizten Fröschen lassen sich, auch wenn man sie nicht zur Aufklärung des normalen Mechanismus der Blutregulation der Atmung verwenden kann, auch in der von uns bezeichneten Richtung deuten: die „falsa dispnea", „dispnea riflessa" wird im Sauerstoffüberschuß etwas gelindert, indem ihr Anteil „chemischer" Herkunft wegfällt; in Wasserstoffatmosphäre aber wird wegen der periodischen Aufblähungsatmung, d. h. durch die „vera dispnea" der Erstickung die „falsa dispnea" gehemmt. (S. eingehend BABÁK, 17.)

Die Unterscheidung der „vera dispnea" und „falsa, riflessa" mag zu Recht bestehen; MOCHI geht noch weiter und verlegt das Zentrum der „wahren" Dyspnoë in die Oblongata, das Zentrum der „reflektorischen" in den hinteren ventralen Abschnitt der Lobi optici; über die Beziehungen der proximalen Teile des Gehirns zu den Atembewegungen s. 755.

Frage der Automatie des Lungenatemzentrums.

Die Frage nach dem „Ursprunge der Atembewegungen" bei den Amphibien hat teilweise ähnliche Entwicklungsstufen durchlaufen, wie dies bei den Fischen (s. p. 649) der Fall war. Nur daß für die Amphibien noch in der allerletzten Zeit eine Ausnahmestellung gegenüber den übrigen Wirbeltieren aufrecht erhalten wurde; nachdem aber die wesentliche Uebereinstimmung der Regulierbarkeit der nervösen Zentralmechanismen durch das innere Medium auch für die Fische nachgewiesen worden war, ist dieser Nachweis neuerdings auch für das Lungenatemzentrum der höheren Urodelen und der Anuren erbracht worden. Während aber für die Fische BAGLIONI noch neuerdings trotz seiner eigenen klaren Beweisführung für das Bestehen einer „Blut"-Regulation der Atemzentrentätigkeit die „reflektorische Automatie" mit Nachdruck behauptet, wird dies bei den Amphibien zwar seit Jahrzehnten stillschweigend angenommen, aber es wird nicht einmal bei BETHE (32) oder BAGLIONI (20, 21) ein systematischer Versuch gemacht, den Atemrhythmus als wesentlich reflektorisch „verursacht" darzulegen. Wir haben oben (p. 739) über die reflektorische Verkettung der den komplizierten Lungenatemakt bildenden Einzelakte systematisch berichtet, sowie auch (p. 757) über die bisherigen Anläufe zu einer Reflextheorie des Atemrhythmus. Es ist wahrscheinlich, daß die Theorie der „reflektorischen Automatie" des Atemrhythmus bei den Amphibien deswegen keine festen Wurzeln fassen konnte, weil eben in der Norm bei den höheren (und metamorphosierten) Urodelen und bei den Anuren kein ununterbrochener (Lungen-)Atemrhythmus vorhanden ist, bei dem allein der Gedanke nahe liegt, ein reflektorisches Auslösungsspiel der abwechselnden Exspirationen und Inspirationen anzunehmen. Wir haben bei den Fischen gesehen, daß eben auf Grund der „Selbststeuerung" der Atmung durch die sensiblen Nerven der Atemmuskeln neuerdings die bestechendste Hypothese in dieser Richtung von BAGLIONI formuliert worden ist. Für die Voraussetzung, daß die afferenten Impulse von den durch das Atemmedium konstant gereizten Oberflächen der Atemorgane und Atemwege eine konstante, in den Rhythmus der Reaktion umgewandelte Reizquelle bilden, sind schon bei den Fischen,

um so mehr bei den lungenatmenden Amphibien keine festen Anhaltspunkte vorhanden. Wir können dabei allerdings den sämtlichen afferenten Bahnen die weitgehendste Bedeutung für die Regulation des Atemrhythmus einräumen, aber auf der anderen Seite ist der alte LANGENDORFFsche Versuch (117, p. 759), bei dem nach der Ausschaltung der ausgedehntesten peripheren Bezirke die Atembewegungen erhalten blieben, zu berücksichtigen.

Die andere Theorie des Atemrhythmus — wonach zentrale, „innere" oder Blut-Reize die rhythmische Tätigkeit des Atemzentrums auslösen — wurde bei den Amphibien überhaupt nicht entwickelt, da man bis in die jüngste Zeit (ROSENTHALs vergessene Angabe ausgenommen) keine Erfahrungen kannte, welche für eine dyspnoische Wirkung des Sauerstoffmangels (und für eine apnoische des Sauerstoffüberschusses) im Blute gezeugt hätten, welche Wirkungen eben — durch abnorme Sauerstoffbedingungen hervorgebracht — als Stützen für die normale Beteiligung der Zusammensetzung des inneren Mediums an der Erzeugung des Atemrhythmus angeführt zu werden pflegen. BABÁKs (16) verschiedenartige Versuche haben die wesentliche Uebereinstimmung in dem Verhalten der Lungenatemzentren der Urodelen und Anuren mit demjenigen bei den höheren Wirbeltieren und den Kiemenatemzentren der Fische dargetan, aber BABÁK hat diese Befunde nicht dazu verwendet, um eine „Blutreizungs"-Theorie des Ursprunges des Atemrhythmus aufzustellen, sondern nur auf die regulatorische Bedeutung des Sauerstoffgehaltes des Blutes neben jener der peripheren Regulationseinflüsse Gewicht gelegt.

Wir haben schon im Abschnitte über die Fische in diesem Handbuche (p. 653) die Anschauung mit Nachdruck hervorgehoben, daß es nicht angemessen ist, entweder in den peripheren, oder aber in den zentralen Faktoren, welche auf nervösem oder chemischem Wege die Atemzentren beeinflussen, die „eigentlichen Atemreize" vorauszusetzen und demnach entweder eine „reflektorische", oder eine „Blutreizungs"-Theorie des Atemrhythmus anzuerkennen. Das Lungenatemzentrum der Amphibien kann eine eigene, autochthone, d. h. aus den im Zentralnervensystem selbst verlaufenden Ernährungsprozessen zustande kommende Automatie besitzen (LANGENDORFF, 117, hat schon gemeint, daß „die Automatie und regelrechte Rhythmik im Zentrum selbst ihre Quelle haben, daß aber die Vagi die Periode des Rhythmus beherrschen"). Diese „primäre" Automatie würde sekundär durch chemische und andere Aenderungen des inneren Mediums einerseits, andererseits auf dem Wege der Nervenbahnen durch periphere Reize der verschiedensten Art abgeändert resp. reguliert. Es kann sich da um quantitative Aenderungen der Stoffwechselprozesse im „Atemzentrum" handeln, oder um qualitative Modifikationen der Ernährungsprozesse daselbst.

Wir werden im weiteren Gelegenheit haben, bei Besprechung der rhythmischen Tätigkeit der übrigen Arten der Atemzentren der Amphibien auf die Automatiefrage des Lungenatemzentrums wieder einzugehen.

Die funktionelle Charakterisierung des Kehlatemzentrums.

Nachdem zuerst für *Salamandra maculosa* und nachher für die Anuren die wesentliche Uebereinstimmung der Regulierbarkeit des

Lungenatemzentrums durch das innere Medium mit der Atemzentrentätigkeit der übrigen Wirbeltiere nachgewiesen worden war, hat Babák (16) weitere Untersuchungen über die Eigenschaften des Kehlatemzentrums im Vergleich zu jenen des Lungenatemzentrums ausgeführt, deren bisherige Ergebnisse wir flüchtig überblicken wollen.

Die Kehlatembewegungen werden vor allem während der Erstickung gar nicht vermehrt, sondern ihre Anzahl sinkt progressiv ab, um (je nach den verschiedenen Gattungen oder Arten usw.) früher oder später als die Lungenatmungen zu verschwinden und bei der Erholung wiederzuerscheinen, wobei sie auch hier niemals dyspnoisch vermehrt auftreten, sondern mehr oder minder regelmäßig zur Normzahl sich emporheben. Wären auch keine sonstigen Unterschiede zwischen dem Verhalten der Lungen- und Kehlatembewegungen vorhanden, so wäre es wohl berechtigt, die zentralen Mechanismen dieser beiden Arten von Atembewegungen schon aus ökonomischen Gründen auseinanderzuhalten, was durch die schon wiederholt hier benützten Namen „Lungen"- und „Kehlatemzentrum" behufs einer kurzen Ausdrucksweise passend geschehen kann. (Ueber die funktionelle Verknüpfung der beiden zentralen Atemmechanismen s. den folgenden Abschnitt.)

Die wesentlich verschiedene funktionelle Ausgestaltung des hypostatierten Kehlatemzentrums kommt aber auch in vielen anderen Momenten zum Vorschein. Die augenfälligste Stütze erhält aber unsere Hypothese (15) in den Atembewegungen der lungenlosen Salamandriden, ja man darf sagen, daß die Hypothese da zur Tatsache geworden ist. Es hat hier nämlich die Natur mit dem Verlust der Lungen zugleich auch das auf den Sauerstoffgehalt des inneren Mediums eingestellte Lungenatemzentrum zum Schwinden gebracht, als ob man das letztere durch eine Operation entfernen würde, und das isolierte Kehlatemzentrum liegt allein vor uns. Seine, auch bei den übrigen (höheren) Urodelen und bei Anuren zu beobachtenden Eigenschaften treten aber gleichsam hochentwickelt hervor.

Das Kehlatemzentrum der lungenlosen Salamandriden ist reflektorisch äußerst fein beeinflußbar, insbesondere aber wird jede noch so geringe Aenderung im Zustande des Zentralnervensystems sogleich in einer Veränderung seines Rhythmus oder der Größe der Kehloscillationen kundgegeben, wenn das Tier irgendwelche Bewegung (der Augen, des Kopfes, der Finger oder Zehen oder ganzer Extremitäten usw.) ausführt, ja sogar bloß auszuführen gedenkt. Wenn das normale, ruhig atmende Tier seinen Kehlatemrhythmus beschleunigt oder verstärkt, oder wenn bei Abwesenheit jeder Atembewegung die Kehloscillationen plötzlich auftreten (zuweilen aber auch, wenn die länger regelmäßig fortgesetzten Kehlbewegungen plötzlich eingestellt werden), läßt sich bald irgendwelche Bewegung erwarten. Dies trifft auch für die Anuren oder lungenatmenden Salamandriden zu, wird aber hier nur unter günstigen Bedingungen beobachtet, wenn das Tier sich in Ruhe befindet; weiter auch z. B. bei den großhirnlosen, äußerst regelmäßig atmenden Fröschen (s. p. 755), endlich auch während der langen, im Stadium fortgeschrittener Erstickung zustande kommenden Atemstillstände zwischen den Lungenatmungsperioden: sobald da Kehloscil-

lationen erscheinen, läßt sich mit Bestimmtheit irgendwelche Unruhe erwarten, und durch geeignet applizierte Reize kann man das Intervall zwischen den Lungenatmungen mit einer Kehlatemperiode ausfüllen. — Die Beziehung der Atemrhythmusänderungen zu den Körperbewegungen haben schon Aubert (5), Wedenskij (195) u. a. bemerkt.

Wir können vielleicht sogar die Ansicht begründen, daß diese ungewöhnliche Veränderlichkeit des Kehlatemrhythmus aus inneren, vor und während der Vorbereitung zentrifugaler Innervationsimpulse im Zentralnervensystem entstehenden Reizen (sowie aus äußeren Reizen) gleichsam einen speziellen Regulationsmechanismus vorstellt, der die fehlende Beeinflußbarkeit durch Sauerstoffmangel des Blutes ersetzt. Dies würde allerdings in erster Reihe für die Atembewegungen der lungenlosen Salamandriden gelten, wo die oft ungemein frequenten und sehr starken Kehloscillationen eine höhere Bedeutung für den Gaswechsel besitzen. Die vorbereitete oder eben vollführte Bewegung sorgt gleichsam durch den vermehrten und verstärkten Kehlatemrhythmus für den ausgiebigeren Gasaustausch.

Die weitgehende Selbständigkeit des Lungenatemrhythmus und des Kehlatemrhythmus unter den normalen Verhältnissen und bei Reizbeeinflussung wurde von einer Reihe von Autoren hervorgehoben; insbesondere hat auch Sherrington (176) auf diesen Umstand hingewiesen (allerdings aber auch wieder auf funktionelle Beziehungen der beiden Atemrhythmen, s. den folgenden Abschnitt).

Das abweichende Verhalten der Kehl- von den Lungenatembewegungen wird überhaupt unter den verschiedensten Umständen wahrgenommen. Daß die erhöhte Temperatur in der Regel die Frequenz des Kehlatemrhythmus verhältnismäßig unbedeutend vermehrt, haben wir schon oben (p. 767) flüchtig erwähnt; es läßt sich nicht annehmen, daß die (demgegenüber deutlich vermehrten) Lungenatmungen für diese geringe Wirkung der Temperatur auf das Kehlatemzentrum verantwortlich wären. — Ebenso wird bei der Unterbrechung der Zirkulation, der nachherigen Erholung und insbesondere bei den wiederholten Zuklemmungen des Bulbus arteriosus ein abweichendes Verhalten der Kehlatmungen, man könnte sogar bis zu einem gewissen Grade sagen: ein umgekehrtes Verhalten der Kehlatembewegungen gegenüber den Lungenatembewegungen verzeichnet (worüber p. 770 und die ausführliche Abhandlung Babáks, 16, nachzulesen ist). Es ist da z. B. deutlich zu sehen, daß das Kehlatemzentrum noch völlig ausreichende Bedingungen für seine ausgiebige Tätigkeit findet, wenn das Lungenatemzentrum bei wiederholter Abklemmung des Blutstromes bald seine Tätigkeit einstellt usw.

Auch die Versuche an den einzelnen Gehirnabschnitten liefern uns eine Reihe von Belegen dafür, daß der zentrale nervöse Mechanismus der Kehlatmungen anders funktioniert als das Lungenatemzentrum (s. p. 755). Wir beschränken uns da auf den Hinweis, daß Babáks (16) lange in voller Gesundheit gepflegte Oblongatafrösche gar keine Kehlatembewegungen aufgewiesen haben; es ist höchstwahrscheinlich, daß der normale Kehlatemrhythmus an das Vorhandensein des Mittelhirns gebunden ist, welcher Gehirnabschnitt auch sonst von großer Bedeutung für die Atemtätigkeit ist (s. schon Martin, 129; später Graham Brown, 90, p. 755). Das Kehlatemzentrum läßt sich vielleicht im Mittelhirn

„lokalisieren“. Von großem Werte wären hierfür nach dem, was wir eben geschildert und erwogen haben, systematische Versuche an lungenlosen Salamandriden.

Stellen wir uns auf den p. 760 vorgetragenen Standpunkt in betreff der Automatiefrage der Atembewegungen bei Amphibien, so würde das Kehlatemzentrum eine einfachere Art Atemzentrum vorstellen; es käme da wohl ebenfalls eine „primäre“, autochthone Automatie vor, aber sie wäre sekundär nur reflektorisch, nicht durch „Blutreizung“ regulierbar. Wenn wir uns aber wieder die geschilderte ausgedehnte Beeinflussung seiner Tätigkeit durch die nicht nur gleichzeitig vollführten, sondern schon durch die bloß vorbereiteten („geplanten“) Lokomotions- usw. -Innervationen in Gedächtnis rufen, so erkennen wir auch in dem Kehlatemzentrum einen hochentwickelten Atemmechanismus, wenn auch anderer Natur, als das Lungenatemzentrum.

Funktionelle Beziehungen des Kehl- und Lungenatemzentrums.

Das im vorigen Abschnitt für die strenge Auseinanderhaltung des Kehl- und Lungenatemzentrums Vorgebrachte will allerdings keineswegs die Tatsache der sonst sehr innigen Verknüpfung der Tätigkeit der beiden Atemzentren einschränken. In dieser Hinsicht finden wir schon bei Heinemann (94, 95) gute Beobachtungen und auch Versuche einer Deutung des Verhältnisses der Kehl- zu den Lungenatembewegungen. Er meint, daß der von der Oblongata ausgehende Respirationsimpuls eine gewisse Stärke erreichen muß, um die ganze Reihe der komplizierten Muskeltätigkeiten einer Lungenventilation hervorzurufen, während der einfache Muskelapparat der Kehloscillationen schon durch schwache Entladungen der Innervationsimpulse in Bewegung gerät. Martin (129) lehnt die Möglichkeit des Bestehens zweier verschiedener Atemzentren (für Kehl- und für Lungenatmungen) ab, da angeblich in der „Dyspnoë“ (gemeint sind nur überhaupt vermehrte Atembewegungen) und bei Reizung der Lobi optici die Flanken- und Kehlrespirationen „stufenweise ineinander übergehen“ sollen (was lediglich beweist, daß Martin die wesentlichen Unterschiede des Mechanismus der beiden Arten der Atembewegungen nicht genau erkannt hat).

Später hat Sherrington (176) anscheinend ungemein für Heinemanns Hypothese sprechende Beobachtungen angeführt, und zwar an Tieren ohne Vorder- und Zwischenhirn. Die Kehl- und die „wahren“ (= Lungen-)Atembewegungen besitzen da zuweilen einen völlig unabhängigen Rhythmus, aber bei völlig erholten Tieren sieht man oft folgendes regelmäßiges Verhalten: die Kehlbewegungen vermindern sich fast bis zum Verschwinden, um dann wieder allmählich anzusteigen, wobei auf dem Gipfel des Anstieges gleichsam als Krisis die mächtige Lungenventilation erscheint; nachher fallen die Exkursionen der Kehlatmungen allmählich wieder ab usw. (s. den folgenden Abschnitt). Die Lungenventilation scheint niemals während der kleinen oder kleinsten Kehlatmungen vorzukommen. Beim gereizten Tiere aber, sowie bald nach der Operation treten die Lungenatmungen abrupt — getrennt durch Gruppen von gleich großen Kehloscillationen — auf. Bei dem geschilderten periodischen Typus der Ruhe ließe sich annehmen, daß es sich um die an- und ab-

schwellende Tätigkeit eines Atemzentrums handelt, welches im Momente der höchsten Erregung eine Lungenatmung, sonst Kehlatmungen verschiedener Amplitude hervorbringt. — Doch beim intakten Tiere wird keine solche Periodizität wahrgenommen, wie Sherrington selbst anerkennt.

Bei Aubert (5) wird darauf hingewiesen, daß die nach den Lokomotionen folgenden Lungenatmungen von mächtigen Kehloscillationen begleitet sind, welch letztere dann allmählich immer mehr abnehmen, bis sogar verschwinden; und so ließen sich noch manche ähnliche Angaben zusammenstellen.

Besondere Beachtung verdienen die folgenden Fälle: Bei stärkeren Reizen wird die Zahl der Lungenatmungen, die in der Norm sehr selten und isoliert auftauchen, vermehrt, und die Größe der Kehlatemgruppen dazwischen wird vermindert, bis sogar Lungenatemgruppen mit unregelmäßig verteilten isolierten oder zu ganz kleinen Gruppen gehäuften Kehlatmungen auftreten. Es scheint da, als ob die Lungenatmungen sich auf Kosten der Kehlatmungen entwickelten — und wieder umgekehrt, als ob bei der Rückkehr zur Norm die Zunahme der Kehloscillationen auf Kosten des Schwindens der Lungenatmungen zustande käme. Aehnliche Atembilder, aber noch ausgeprägter, sieht man während der Erstickung und besonders während der Erholung aus der Sauerstoffmangellähmung, endlich in der reinsten Form nach wiederholten Zuklemmungen der Aorta (während der Unterbrechung der Zirkulation Kehlatemrhythmus, bei Wiederherstellung Lungenatemrhythmus). Es ist begreiflich, daß für die Kehlatmungen bei zu ausgiebigem Funktionieren des Lungenatemzentrums kein „Platz" übrigbleibt, so daß sie unterdrückt werden, um wieder aufzutauchen, wenn das Lungenatemzentrum sich beruhigt. Allerdings ist es auch möglich, daß außerdem von dem stark erregten Lungenatemzentrum Hemmungseinflüsse dem Kehlatemzentrum zufließen. Für die zuletzt angeführte Annahme kann man vielleicht als Stütze anführen, daß beim Frosche in fortgeschrittenem Erstickungsstadium das nach seiner höchsten Erregung schon Anzeichen von Tätigkeitsabnahme aufweisende Lungenatemzentrum allein funktioniert, daß aber in den Pausen seiner Tätigkeit keine Kehloscillationen auftreten, obwohl man nicht behaupten kann, daß sie wegen der Lähmung des Kehlatemzentrums nicht erscheinen können, denn eine solche Lähmung trifft dasselbe, wie aus anderen Beobachtungen (und auch schon aus den eben berührten Ergebnissen der Zirkulationsunterbrechung) gefolgert werden muß, später als das Lungenatemzentrum.

Es ließe sich eine Reihe von bemerkenswerten Beziehungen zwischen den beiden Atemzentren aus Babáks (14) Untersuchungen über den Farbensinn des (entgroßhirnten) Frosches ableiten, bei denen die Atembewegungen als feiner Indikator des Zustandes des Zentralnervensystems verwendet wurden. So z. B. wird in der Dunkelheit der Kehlatemrhythmus eingestellt, und nur alleinige Lungenatmungen treten auf und zwar durch Glockensignalreize ausgelöst: es kann also der komplizierte zentrale Mechanismus der Lungenatmung in Tätigkeit geraten, bei absoluter Ruhe des einfachen Kehlatemmechanismus. Im roten Lichte ruht zuweilen das Lungenatemzentrum vollständig bei periodischer Tätigkeit des Kehlatemzentrums (in gedämpftem farblosen Lichte ebenfalls bei ununterbrochenem Kehlatemrhythmus). In violettem oder starkem farblosen Lichte arbeiten beide Atemzentren,

im ersteren Falle scheint das Lungenatemzentrum auf das Kehlatemzentrum depressiv einzuwirken (wenigstens was die Frequenz betrifft) usw.

Bei vollkommener Ruhe scheint in der Norm allein das Kehlatemzentrum periodisch tätig zu sein, während das Lungenatemzentrum erst bei gewisser Anregung der Lebensprozesse im Zentralnervensystem seine Tätigkeit daran anschließt.

Die enge funktionelle Verknüpfung beider Atemzentren ist schon deswegen nötig, weil die Kehlatmungen frische Luft für die Lungenventilation vorbereiten (s. p. 733) und weil die Kehlbewegung überhaupt ein integrierender Teil des Lungenatemaktes ist.

Wir müssen noch in aller Kürze auf MARTINs (129) Ansichten über die zentralen Atemmechanismen des Frosches eingehen. Er glaubt ein Inspirationszentrum und ein Exspirationszentrum unterscheiden zu müssen; das Inspirationszentrum soll erregbarer sein oder „more readily discharging", sich leichter entladen, demzufolge erscheinen gewöhnlich nur die Einziehungen des Mundbodens als Kundgebungen der Tätigkeit des Atemzentrums, während die Senkung passiv zustande kommen soll; wächst der Reizimpuls an, so erscheinen aktive (exspiratorische) Flankenbewegungen und aktive (stärkere) Mundbodensenkungen. Das Inspirationszentrum befördert die Atemluft in die Lungen, oder auch (= bei den Kehlatmungen) durch die Nasengänge nach außen, wobei im ersteren Falle die Kehlbewegung stärker ausfällt; dieses Verhalten erklärt MARTIN folgendermaßen: das Intervall zwischen der Lungeninspiration ist immer länger als zwischen den „inspirations of the throat respirations" (so muß nämlich der Autor die exspiratorische Phase der Kehlatembewegungen nennen!); dies ist darauf zurückzuführen, daß die Tätigkeit des Exspirationszentrums das Inspirationszentrum hemmt (oder wenigstens den Widerstand zu seiner Entladung vergrößert); dadurch wird dann eine gewaltige Inspiration zugleich mit irradiierender Innervation der Nasenlöcherschließer und der Kehlkopfmuskeln bewirkt. Er entfernte das Vorder- und Zwischenhirn und legte auf die Lobi Kochsalz: dadurch soll zuerst der Widerstand zur Entladung des Exspirationszentrums vergrößert, demgegenüber derjenige des Inspirationszentrums verkleinert worden sein; es wurden seltene, aber gewaltige Exspirationen nebst langandauernden tetanischen Inspirationen ausgelöst; später wurde aber die Zahl der aktiven Exspirationen vermehrt, die der Inspirationen verkleinert. — MARTINs Beobachtungen betreffen wohl hauptsächlich die von WEDENSKIJ (195) zuerst genau unterschiedenen Aufblähungs- und Entleerungsventilationen, die bei sehr verschiedener Art der Reizung auftreten; aber nebstdem waren noch unregelmäßige, insbesondere tetanische Muskelkontraktionen vorhanden. Es ist sehr zweifelhaft, ob man mit der Annahme eines Exspirations- und eines Inspirationszentrums — auch wenn man nur die Lungenatmungen im Auge behält — viel gewinnen würde, auch wenn es sich bei der Reizung der Lobi tatsächlich um Förderung der Inspirations- oder aber der Exspirationsphasen handelte und nicht um die p. 735 geschilderten Modifikationen der Lungenatembewegungen. Außerdem aber besteht doch das weitgehend selbständige Verhalten der Kehlatembewegungen (s. den vorigen Abschnitt). Von irgendwelchen „Uebergängen" zwischen den beiden Arten Atembewegungen (von denen MARTIN schreibt) ist keine Rede.

Ueber die Periodik der Atemrhythmen.

G r o ß e P e r i o d e n in dem Atembilde des Frosches werden bei völliger R u h e beobachtet, in der schon AUBERT längere Zeitabschnitte ohne jede Atembewegung verstreichen sah. Wir haben bei stunden-

langen Beobachtungen ein Auftreten solcher großen Pausen wiederholt gesehen, wobei oft der Frosch den Kopf unter der Wasseroberfläche verbarg oder auch in der Luft in schlafartigem Zustande verharrte. Es handelt sich da nicht um regelmäßige Perioden.

Ungemein regelmäßige Periodik läßt sich aber während lang ausgedehnter Beobachtungen an ganz normalen in völliger Ruhe verbleibenden Fröschen studieren; es verschwinden da die Lungenatmungen vollständig und bestehen nur kleine Gruppen von Kehloscillationen; in einem Falle traten z. B. ungefähr 6mal in 1 Minute Gruppen von 10—11 Kehlatmungen sehr regelmäßig auf, vorher war die Periodenbildung unregelmäßiger, indem sowohl die Größe der Atem- als auch der Ruhephasen verschiedenartig abgeändert wurde. Nach leichter Reizung (durch Erschütterung) entwickelte sich ein ununterbrochener Kehlatemrhythmus, bei stärkeren Reizen kamen hier und da dazwischen isolierte Lungenventilationen zustande; nachher kehrte die periodische immer regelmäßiger werdende Kehlatmung zurück. In einem anderen Falle wieder waren nach einer gewissen Zeit ununterbrochene gleichmäßige Kehlatmungen zu beobachten, allmählich trat hier und da eine kleine, dann größere Pause auf, bis sich wieder ein ganz ähnlicher periodischer Kehlatemrhythmus entwickelte und lange Zeit bestand. Zugleich mit der Periodenbildung wird oft auch An- und Abschwellen der Exkursionsgröße der Kehlatmungen am Beginne und am Ende der Atemphasen verzeichnet.

Da dieses Verhalten an völlig intakten in vollständiger Ruhe befindlichen Versuchstieren sich nachweisen läßt, wenn man von jeder künstlichen Manipulation Abstand nimmt, welche eine noch so geringe Reizwirkung ausüben könnte, sowie bei Abwesenheit jeder inneren Quelle irgendwelcher Unruhe im Zentralnervensystem, aber bei wachem Zustande des Tieres, möchten wir diese Periodik des Kehlatemrhythmus für den Ausdruck der „primären“ (p. 777) Automatie halten; durch äußere oder innere Reize wird sekundär ein ununterbrochener oder unregelmäßiger Rhythmus erzeugt. Wir machen da auf die bei *Loricaria* (Fische, p. 655) von BABÁK geschilderten Atemverhältnisse aufmerksam.

Das schönste Beispiel periodischer (Kehl-)Atembewegungen überhaupt, soweit wir Erfahrungen hierüber gesammelt haben, bieten aber die lungenlosen Salamandriden (s. insbesondere BABÁK, 15). Auch in der Norm wird die Größe und Frequenz der Atemzüge zuweilen regelmäßig verändert, wobei ein ununterbrochener oder ein durch verschieden lange Pausen getrennter Rhythmus wahrgenommen wird (das letztere mit regelmäßigen Pausen besonders bei Abwesenheit äußerer Reize und bei völliger innerer Ruhe). Jede noch so feine Regung im Zentralnervensystem, insbesondere wenn sich eine, wenn auch die schwächste Körperbewegung vorbereitet, gibt sich durch Abänderung der Atembewegungen kund, insbesondere verschwinden die Atempausen und es kommt ein ununterbrochener Rhythmus zum Vorschein. Die eben vorgetragene Ansicht, daß die Periodik gleichsam „primär“ ist, und daß der ununterbrochene Rhythmus sekundär erzeugt wird, erhält da eine ausgezeichnete Stütze. S. auch weitere Belege im Abschnitt über Atemzentren der larvalen Formen.

Der Kehlatemrhythmus kann aber auch durch abnorme Bedingungen periodisch hervorgebracht werden, so wird z. B. bei *Salamandra* während der Erholung aus Sauerstoffmangelparalyse zuweilen eine ausgeprägte

Kehlatemperiodik beobachtet (noch vor Erscheinen der Lungenatmungen); ein ähnliches Verhalten ist oft auch bei fortgeschrittener Erstickung zu sehen (nach dem Schwinden der Lungenatmung) und auch nach protrahierten und weit getriebenen Erstickungsversuchen an Fröschen. S. auch die Versuche mit Zirkulationsunterbrechung.

Auf die Periodizität des Lungenatemrhythmus hat insbesondere WEDENSKIJ (195) Gewicht gelegt, wobei wir allerdings schon p. 747 bemerkt haben, daß er seine Untersuchungen sichtlich an stark gereizten Tieren ausgeführt hat. Die von ihm beschriebenen unregelmäßig periodisch abwechselnden Atembilder haben wir schon p. 736 angeführt und sie jederzeit unter den gleichen Bedingungen sehen können (s. insbesondere BABÁK, 16).

Insbesondere haben sich mit der Periodik der Froschatmung SOKOLOW und LUCHSINGER (182) beschäftigt und zwar während der Störung der Tätigkeit des Lungenatemzentrums nach Kompression der Aorta; bei der Erholung treten da gruppierte Atembewegungen auf, deren Anzahl in jeder Gruppe fortschreitend zunimmt, zugleich mit der Verringerung der Atempausen; das umgekehrte Verhalten wird bei erneuter Unterbrechung der Zirkulation wahrgenommen; sogar noch nach Entfernung des Mittelhirns konnten CHEYNE-STOKESsche Phänomene auftreten. Die Autoren behaupten, daß diese Periodik von den Atemzentren selbst abhängt, da sie auch bei isolierter Oblongata vorhanden ist. Sie führen die Gruppenbildung überhaupt auf „Ansteigen des Reizes und Absinken der Spannkraft“ des Atemzentrums zurück; periodische Zunahme und Abnahme der Erregbarkeit durch die Arbeit scheint ihnen ein biologisches Naturgesetz allgemeiner Art zu sein; bei erschwerter Ernährung kommt Periodik, bei guter Rhythmik zustande, die Rhythmik ist ein spezieller Fall der Periodik.

Unabhängig von diesen Autoren hat LANGENDORFF (115) und unter seiner Leitung SIEBERT (178) die periodische Atmung nach Unterbrechung der Zirkulation in der Oblongata, nach Entblutung und nach Transfusion von Salzlösung untersucht; eine Reihe verschiedener Gruppenbildungen wird da abgebildet, die nach LANGENDORFFS Angabe nur aus „wahren“ Atembewegungen bestehen sollen (= Lungenatmungen), welche allein er bei der Registrierung berücksichtigt haben will; doch scheint es, daß es sich in einigen Fällen nicht um Periodizität des Lungenatemrhythmus, sondern um Vermengung der Lungenatem- mit Kehlatembewegungen handelt, auf welche Weise dann eine Periodik vorgetäuscht wurde. — Sonst erkennt LANGENDORFF an, daß leichte Erschöpfbarkeit und gestörte Regeneration Bedingungen der periodischen Atmung darstellen; bei großer Erschöpfung treten längere Pausen auf: solange die Ernährung noch genügend gut ist, werden die Exkursionen abgeschwächt, um bei Erholung anzusteigen; bei großer Ermüdbarkeit kommen vereinzelte Atmungen, „aufgelöste Perioden“, zum Vorschein. Die Periodik scheint sich aus der Rhythmik zu entwickeln. — Sehr bemerkenswert ist LANGENDORFFS Angabe, daß nach der Sistierung des Kreislaufes sich durch Reize Gruppen von Atembewegungen, nachdem aber die Erregbarkeit gesunken ist, nur vereinzelte Atemzüge hervorrufen lassen (aber es läßt sich nicht mit Sicherheit angeben, welche Art von Atembewegungen hier vorhanden war).

Diese Untersuchungen über die Periodik unter abnormen Bedingungen besitzen allerdings (wie auch Langendorff an einer Stelle bemerkt) für die normalen Verhältnisse nur bedingte Bedeutung. Unsere oben berührten Erfahrungen zeigen, daß auch unter völlig normalen Ernährungs- usw. -Bedingungen ausgeprägte periodische Kehlatmung vorhanden sein kann. Die periodische Lungenatmung läßt schon eher Beziehungen zu Störungen der Ernährungsprozesse im Zentralnervensystem erkennen, was insbesondere für die periodischen Aufblähungsphasen der Erstickung gilt, doch kommen ganz ähnliche Erscheinungen auch bei reflektorischer Beeinflussung vor. Aber die nach Störungen der Zirkulation zu beobachtenden so auffälligen periodischen Atemtypen des Frosches bieten trotzdem eine ausgezeichnete Gelegenheit für das Studium der Atemperiodik überhaupt, wie schon Sokolow und Luchsinger erkannt haben. Man müßte da allerdings streng die Kehl- und Lungenatmungen auseinanderhalten, da die betreffenden Zentralorgane funktionell stark verschieden sind, sowie auch deswegen, weil gegenseitige Beeinflussungen dieser Zentralorgane bestehen können; und weiter müßte man die neuen Ergebnisse der Untersuchungen über das periodische Geschehen überhaupt, sowie über die Erregbarkeit, Ermüdung usw. berücksichtigen, welche insbesondere Verworn und seine Schule (besonders Fröhlich) gewonnen haben. — Ueber Sherringtons Befunde s. schon im vorigen Abschnitte.

Babák (16) hat in seinen Temperaturversuchen bei 30° C eine Phase mit periodischen aus Lungen- und Kehlatmungen bestehenden Gruppen beobachtet; in den Versuchen mit Kreislaufseinstellung wurden periodische Aufblähungsphasen beobachtet, wohl die auffälligste Periodik, welche die oben zitierten Autoren in ähnlichen Versuchen gesehen hatten, außerdem aber kamen auch — nach Einstellung der Lungenatmung — schöne periodische Kehlatemphasen vor.

Unter dem Einflusse von Muscarin und Digitalin hat Langendorff (116) sehr schöne periodische Atembewegungen bei Fröschen studiert, welche er mit denjenigen nach Unterbindung der Aorta vergleicht.

Ueber die Atemzentren der larvalen Formen.

Bei den *Amblystoma*-Larven haben Babák und Kühnová (19) zuerst keine Atembewegungen sicherstellen können; allmählich wurden schwingende Bewegungen der äußeren Kiemen sichtbar, zuerst unregelmäßig und isoliert, dann zahlreicher und auch gruppiert. Die etwas später sich einstellenden Kehl- oder Mundbodenatmungen gehen allmählich eine innigere funktionelle Verknüpfung mit den Kiemenschwingungen ein und es entwickelt sich ein periodischer Typus von Mundboden-Kiemen-Atembewegungen; die Atemperioden wachsen an und werden häufiger, bis bei größeren Tieren oft längere Zeit hindurch ein langsamer, mehr oder minder regelmäßiger ununterbrochener Atemrhythmus wahrgenommen wird. Diese Entwicklung der Rhythmik aus ursprünglicher Periodik liefert uns eine weitere Stütze für die oben angeführte Anschauung (p. 780) über die Atemzentrentätigkeit.

Die ganz junge *Amblystoma*-Larve wird bei Sauerstoffmangel unruhig, aber es werden keine Atembewegungen ausgelöst (das betreffende Zentrum hat sich noch nicht entwickelt). Später werden in sauerstoffarmem Wasser nur die Luftaufnahmen etwas vermehrt,

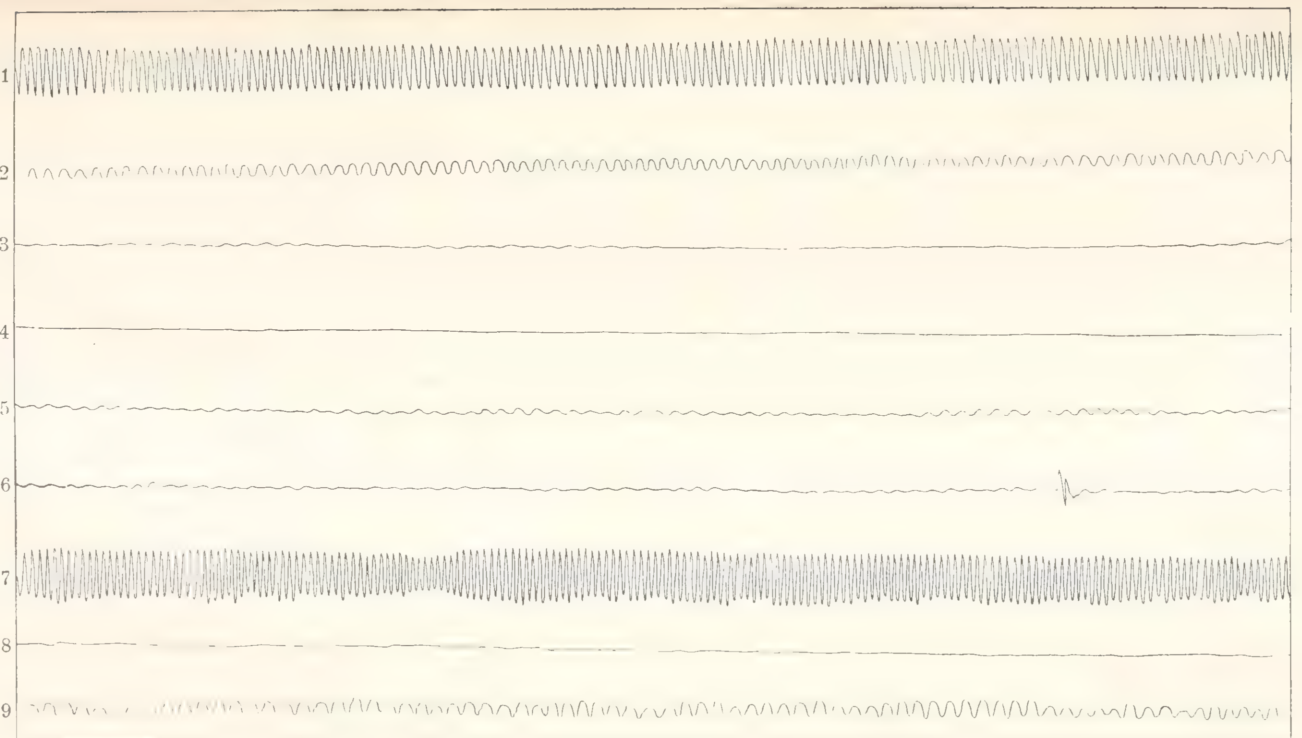


Fig. 130. Atemrhythmus der Larve von *Rana esculenta* nach BABÁK (9); registriert mit der Hebelvorrichtung Fig. 24. 1 Dyspnoë im ausgekochten Wasser; sie wird durch Zugabe von sauerstoffhaltigem Wasser in Eupnoë 2 verwandelt, und durch weitere Erhöhung des Sauerstoffgehaltes im äußeren Medium wird periodische schwache Atmung 3, bis auch vollständige, längere Zeit anhaltende Apnoë 4 herbeigeführt; 5 Eupnoë mit deutlicher Periodik in durchgelüftetem Wasser wird 6 durch allmähliche wiederholte Zugaben von kohlensäurehaltigem Wasser kaum verändert (durch größere wird die Atmung eingestellt); 7 Dyspnoë in ausgekochtem Wasser; 8 Apnoë in sauerstoffreichem, aber viel Kohlensäure enthaltendem Medium; 9 Atmung in ausgekochtem Wasser, aber mit Zumengung von ebenso viel Kohlensäure wie in 8: es bricht trotz der hemmenden Einwirkung der letzteren die Sauerstoffmangeldyspnoë durch; wird die Kohlensäure entfernt, so folgt der Atemtypus wie in 1 oder 7.

während die inzwischen erschienenen Mundboden-Kiemenatmungen durch den Sauerstoffmangel kaum beeinflußt werden; erst bei älteren Larven wird hier eine Frequenzdyspnoë beobachtet. Also auch in betreff der Regulierbarkeit durch „Blutreize“ wird hier eine Entwicklung sichergestellt: diese Beeinflußbarkeit ist eine sekundäre Erscheinung, so daß man darin eine Stütze für die oben entwickelte Ansicht über die „primäre“ und „sekundäre“ Automatie erblicken kann. Es ist weiter hervorzuheben, daß sich die Regulierung durch reflektorische Reize schon von Beginn der automatischen Tätigkeit an nachweisen läßt, diejenige durch „Blutreize“ aber tatsächlich vom zeitlichen Standpunkte sekundär ist.

Eine ähnliche Erforschung der ontogenetischen Entwicklung der Atembewegungen und der Atemzentren der Anurenlarven ist bisher nicht durchgeführt. Für in der Entwicklung fortgeschrittene Kaulquappen hat Babák (9) mit der Registriermethode (Fig. 130) an gefesselten Tieren unter normalen Bedingungen einen mehr oder minder regelmäßigen Atemrhythmus beobachtet (z. B. 60 in 1 Minute bei 15° C); zuweilen ist die Frequenz und Größe der Atembewegungen merkwürdig regelmäßig, während bei frei sich bewegenden Tieren außerordentliche Unregelmäßigkeiten vorkommen. Bei fortgesetzter Erhöhung des Sauerstoffgehaltes des Mediums werden die Exkursionen kleiner und die Frequenz sinkt deutlich ab, später werden die Exkursionen so gering, daß man sie kaum merkt oder sie treten nur zeitweise auf, nach apnoischen Perioden; zuweilen wird auf längere Zeit völlige Atemeinstellung verzeichnet. Umgekehrt werden die Atembewegungen, wenn man zu einem normalen Medium ausgekochtes Wasser zugießt, immer frequenter und größer, so daß ein typisches Bild einer Sauerstoffmangeldyspnoë entsteht, welche stundenlang fortgesetzt werden kann; dabei besteht eine überraschende Gleichmäßigkeit des Atemrhythmus. — Es ist bemerkenswert, daß im Zustande der Sauerstoffapnoë Berührungs-, Druck-, Erschütterungsreize usw. zwar heftige Allgemeinbewegungen auslösen, aber daß — von dem Auftreten meist unregelmäßiger Bewegungen des Atemapparates abgesehen — nur selten einige Atemzüge zum Vorschein kommen, worauf wiederum die Apnoë andauert.

Wird zu dem sauerstoffreichen Medium — in dem schwache periodische Atemtätigkeit besteht — kohlensäurehaltiges Wasser allmählich zugegeben, so sieht man bei den kleinsten Kohlendioxydmengen entweder dasselbe Verhalten der Atembewegungen oder sie werden eingestellt, worauf wieder schwache und seltene Atmung erscheint, dann neue Atemeinstellung, verschiedene Unregelmäßigkeiten, Unruhe, aber keine dyspnoischen Anzeichen. Bei größeren Zusätzen von Kohlensäure werden anhaltende „apnoische“ Zustände beobachtet, hier und da Unruhe, einige Atembewegungen; es wird aber immer deutlicher, daß es sich nur teilweise um eigentliche apnoische Zustände handelt; auf der anderen Seite wird nämlich die Atemlosigkeit wohl peripher, reflektorisch bedingt. Diese hemmende Wirkung der Kohlensäure ist noch auffälliger, wenn wir als Ausgangspunkt eine beständige regelmäßige Atemtätigkeit wählen; bei allmählich anwachsenden Zusätzen, bei denen immer vorübergehender Atemstillstand erfolgt, verkleinern sich die Atembewegungen und werden seltener, auch gedehnter, unregelmäßiger, setzen dann zeitweise aus (auch ohne erneute Zugabe von CO_2), um sogleich nach

Ersatz durch kohlensäurefreies Wasser zur Norm zurückzukehren. Ausgekochtes Wasser bewirkt rasch eine starke Dyspnoë, aber mit größerer Menge Kohlensäure vermengt, erzeugt es stark verkleinerte und gedehnte Atembewegungen. Ueber die weiteren Versuchsanordnungen siehe das Original (Babák, 9). Im ganzen konnte keine atemrhythmusfördernde Wirkung des Kohlendioxyds nachgewiesen werden.

Die Umwandlung der Atembewegungen und der Atemzentrentätigkeiten während der Metamorphose würden eine eingehende Bearbeitung erfordern.

Babák hat bei Kaulquappen, deren hintere Extremitäten bei der Schwanzlokomotion sich schon mitbewegten und bei denen die vorderen Beine unter der Kiemenhaut deutliche Bewegungen vollführten, ähnliche Verhältnisse der Atemtätigkeit gesehen wie bei jüngeren Entwicklungsstadien; allerdings können sie in normal durchlüftetem Wasser bisweilen dyspnoische Atmung aufweisen, welche in sauerstoffgesättigtem Medium sich spät vermindert; dies dürfte eine Folge von weitgehender Kiemenreduktion bei noch erhaltenen larvalen Zentralatemmechanismen, sowie von Verhinderung der vielleicht schon wichtigen Lungenatmung (bei gefesselten Tieren) sein. Einigemal kam überhaupt keine Sauerstoffapnoë zum Vorschein, was noch auffälliger war bei den metamorphosierenden Tieren mit hervorgestreckter linker Vorderextremität. Das junge Fröschchen kann, untergetaucht, unregelmäßige periodische Atembewegungen zeigen, aber größtenteils ist es ohne Atemrhythmus und wird asphyktisch, ohne irgendwelche Reizsymptome aufzuweisen.

Einige Angaben über die Atemtätigkeit des metamorphosierenden Frosches haben wir in Bataillons (23) andere Ziele verfolgender Abhandlung gefunden. Der Autor bezieht überhaupt gewisse wesentliche morphogenetische Vorgänge der Umwandlung auf gewaltige, durch Hervorbrechen der Vorderextremitäten herbeigeführte Veränderungen der Atemtätigkeit (es soll da chronische Asphyxie zustande kommen) und des Kreislaufes, worüber im Original nachzulesen ist.

Zur Zeit, wo die lateralen Oeffnungen für die vorderen Extremitäten erscheinen, wird der Atemrhythmus von etwa 65—70 in 1 Minute (= normale Larvenatmung) auf 120 und mehr beschleunigt, um am Ende der Metamorphose sich wieder zu verlangsamen. Wird nun das Wassermedium plötzlich entfernt, so verläuft zuerst die „Wasseratmung" mit kleinen Exspirationspausen, dann erscheinen 3—4 mächtige Inspirationen, dann während 35—40 Sekunden eine große Pause (während welcher die zuerst angedeutete „Wasseratmung" erlischt) und nach Wiederholung von drei, vier solchen Pausen und starken Inspirationsgruppen kommt die „Luftatmung" zum Vorschein: es sind dies die sehr raschen kleinen Mundbodenoscillationen, in je 8—10 Sekunden durch 3—4 starke Atemzüge unterbrochen. Das gleiche Verhalten wird beobachtet, wenn die Larve von der Wasseroberfläche spontan ventiliert. — Dieser Schilderung gemäß würde der Atemmechanismus des metamorphosierten Tieres mit ungemeiner Schnelligkeit entstehen, aber es bleibt da vieles unklar, was erst durch eingehende Beobachtung dem Verständnis näher gerückt werden könnte (s. auch schon p. 718).

Sehr bemerkenswert ist Bataillons Nachweis, daß nach künstlicher Durchlöcherung der Haut an den Stellen, wo später eine spontane Eröffnung erfolgt (für den Austritt der Vorderextremitäten), der Atemrhythmus ebenfalls von 70 auf 130 und mehr in 1 Minute gesteigert wird.

An Bataillons Versuche hat Wintrebert (207—210) die seinigen angeknüpft. Er bezweifelt Bataillons Asphyxietheorie der Metamorphose (worüber das Nähere in den Originalen einzusehen ist); die Beschleunigung der Atmung nach Entfernung der Opercularmembran führt er darauf zurück, daß die Muskeln nach Verschwinden

des Widerstandes ihre Kontraktionen vermehren; aber dabei bemerkt er, daß durch diese Vermehrung der Frequenz die Abnahme der periodischen Strömung ausgeglichen wird (scheint also darin doch nur eine Regulationserscheinung zu erblicken). Bei außerhalb des Wassers gehaltenen Tieren soll der „Rhythmus der Kiemen- und buccopharyngealen Bewegungen" bis zur Reduktion des Schwanzes erhalten bleiben, aber langsamer sein und bisweilen plötzlich stillstehen. Es wird, wenn die „Nasenlöcher im Trockenen" sich befinden, der Kopf hier und da heftig erhoben, und „durch plötzliche Kontraktion der Flanken" soll die Lungenluft mit Geräusch ausgewechselt werden. Diese Angaben über die Atembewegungen sind, wie ersichtlich, sehr unklar.

Ueber die Bildung der „spiracula complémentaires" s. bei Wintrebert (210).

Die Entwicklung der Atemmechanismen überhaupt, und insbesondere derjenigen für rhythmische Atembewegungen, im Zentralnervensystem wird mit den Verhältnissen der Stoffwechselprozesse des ganzen sich entwickelnden Organismus und speziell mit den Verhältnissen der Stoffwechselprozesse im zentralen Nervensystem im Zusammenhange stehen. Es ist da bemerkenswert, daß einerseits Babák und Kühnová (19) erst bei fortschreitender Entwicklung das Erscheinen der Atembewegungen bei den *Amblystoma*-Larven verfolgen konnten, und daß andererseits Amerling (2) unter Babáks Leitung bei den Anurenembryonen eine allmählich mit der Entwicklung sich vergrößernde Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel nachgewiesen hat. (Godlewski, 85, hat bei *Rana* gezeigt, daß die ersten Entwicklungsstadien sogar weitgehend vom Partialdrucke des Sauerstoffes unabhängig sind.) Es könnte die größere Widerstandsfähigkeit der frühen Entwicklungsstadien gegen Erstickung von einem relativ kleineren Sauerstoffbedarf herrühren, so daß erst mit dem Anwachsen des letzteren (auf Grund des vermehrten Anteiles der oxydativen Prozesse an dem Metabolismus?) die Notwendigkeit eintritt, die Atembewegungen als Hilfsvorrichtungen des Gaswechsels entstehen zu lassen. Zugleich kommt die relative Größe der Atemoberflächen in Betracht: da die letzteren in ihrem Wachstum nicht mit der Vergrößerung der Körpermasse gleichen Schritt halten können, werden die das Atemmedium an den Atemflächen erneuernden Respirationsbewegungen von großer Bedeutung (s. Babák, 10, 11). Die Weiterentwicklung dieser zentralen nervösen Atemmechanismen läßt sich auf dieselben Faktoren zurückführen. Die feine Reizbarkeit des in der Regel ununterbrochen rhythmisch tätigen Atemzentrums der Anurenlarven durch den Sauerstoffgehalt des Blutes steht wohl in Zusammenhang mit den regen Stoffwechselprozessen ihres Körpers; bei den *Amblystoma*-Larven ist es gelungen, die Entwicklung dieser Reizbarkeit Schritt für Schritt zu verfolgen. Während weiter die Anurenlarven einen ununterbrochenen Kiemenatemrhythmus aufweisen, erscheinen bei den metamorphosierten Tieren die Lungenatembewegungen in der Norm vereinzelt und sogar sehr selten, obwohl das betreffende Atemzentrum sonst durch deutliche Empfindlichkeit gegen Aenderungen des Sauerstoffgehaltes im Blute charakterisiert ist. Dieser Unterschied ließe sich wahrscheinlich ebenfalls so erklären, daß die Intensität der Stoffwechselprozesse bei den metamorphosierten Tieren wieder relativ schwächer ist, oder daß ihr Zentralnervensystem dem Sauerstoffmangel besser widersteht und demgemäß sein Atmungsapparat gegen Aenderungen des O_2-Gehaltes nicht mehr so empfindlich zu sein braucht.

Die Atemmechanismen der Embryonen.

Die in den Eihüllen enthaltenen Keime (z. B. *Rana, Salamandra*) sowie auch ausgeschlüpfte Larven besitzen im Hautepithel verschieden dicht zerstreute flimmernde Epithelzellen. Die durch dieselben bedingte Rotation der Keime läßt sich zuweilen außerordentlich schön verfolgen, oft ist sie aber kaum merklich. SCHENK (167) gibt für *Rana* an, daß vielleicht schon nach Auftreten der ersten Furchen der Keim seine Lage verändern kann; bei den mit ausgebildeter Rückenfurche versehenen Embryonen schätzte er unter gewöhnlichen Verhältnissen die Dauer einer Rotation auf 5—12 Minuten, aber wir haben bedeutend kürzere Zeiten beobachtet (es hängt dies wohl hauptsächlich von der Temperatur ab). Der Kopf des Embryo als Spitze des Zeigers einer Uhr gedacht, bewegt sich in entgegengesetzter Richtung wie der Uhrzeiger. Man kann an einem und demselben Keime viele Stunden ohne Unterbrechung diese Rotation beobachten. Später ändert sich die Lage des Keimes so, daß der Kopfteil nach oben zu stehen kommt. — MAYER (135) hat eingehend die weiteren Schicksale der Bewimperung der Amphibienlarven verfolgt und sie insbesondere an den Kiemen der *Salamandra*-Larven als einen kontinuierlichen Belag gefunden, welcher bis zur Metamorphose erhalten bleibt, während an den übrigen Körperflächen nur vereinzelte Flimmerzellen vorkommen, die aber bald ihren Flimmerbelag verlieren (bei MAYER findet man auch die ältere Literatur über diesen Gegenstand zusammengestellt). Wahrscheinlich steht diese Flimmerbewegung insbesondere bei den jungen Keimen (und dann an den Kiemen, s. p. 707) in Beziehung zu dem Gaswechsel. Die Verlagerung des Körpers und Durchmischung des Atemwassers wäre hier ohne Zweifel von großer Bedeutung, aber man müßte spezielle Untersuchungen anstellen, ob sich z. B. nicht nachweisen ließe, daß je nach dem Sauerstoffgehalte des äußeren Mediums die Tätigkeit dieser Flimmerorgane reguliert wird (so ist es uns gelungen, die Bewimperung an den Eingängen der Kiemenlöcher bei *Anodonta* als spezielle, im Dienste des Gaswechsels stehende Einrichtung darzustellen, im Gegensatz zu den übrigen Flimmerorganen des Tieres).

Auch die langsamen Biegungen der in den Eihüllen befindlichen oder ausgeschlüpften frühen Entwicklungsstadien von *Rana, Triton* usw. könnte man in diesem Sinne auffassen.

Es werden weiter auch pulsatorische Bewegungen der Kiemen als „Atembewegungen“ aufgefaßt (s. CLEMENS, 53): bei ruhenden Froschlarven erfolgt etwa 70mal in 1 Minute abwechselnd ein Abschnellen der Kiemen vom Körper und ein langsames Zurücksinken; SCHNEIDER hat bei *Salamandra*-Larven 44 Schläge in 1 Minute, COPE (54) ähnliche Pulsationen bei *Menobranchus* wahrgenommen; die Bewegung soll durch den winkligen Verlauf der sekundären Kiemenarterie bedingt sein.

Als provisorische Atembewegungen (s. BABÁK bei den Fischembryonen, p. 662) können wohl die von BEDDARD (26) beschriebenen fortwährenden schlängelnden Schwanzbewegungen der schon 24 Stunden nach der Eiablage herausschlüpfenden Kaulquappen (von 5 mm Länge) *Xenopus laevis* (*Dactylethra capensis*) aufgefaßt werden. — Ueber die Atmung des Ruderschwanzes der Larven von *Hylodes martinicensis* s. bei BAVAY (25) und SAMPSON (165). Ueber die vermeintlichen Atembewegungen der Kiemenglocken von *Nototrema* s. im speziellen Teil.

Ueber die Atemzentren der Kiemenatembewegungen (bei den Perennibranchiaten).

Die schwingenden Bewegungen der äußeren Kiemen können in manchen Fällen rhythmisch als Atembewegungen auftreten (s. p. 708 u. 782), wobei sie z. B. bei den jungen *Amblystoma*-Larven zuerst isoliert und an den Beginn der pfeilschnellen Schwimm-

lokomotionen gebunden, später auch selbständig ohne Lokomotion, dann als periodische Gruppen erscheinen. Indem sie dann eine allmählich immer mehr sich entwickelnde innige funktionelle Verknüpfung mit den Mundboden- (oder „Kehl"-)Atembewegungen eingehen, weisen sie später auch eine deutliche Beeinflußbarkeit durch den Sauerstoffgehalt des äußeren resp. inneren Mediums auf.

Es scheint aber, daß diese Regulierbarkeit durch den Sauerstoffgehalt eigentlich davon herrührt, daß das Atemzentrum der Mundboden- (Kehl-)Atembewegungen, welches teilweise an dasjenige der Anurenlarven erinnert, hier seine Erregungen auf die zentralen Mechanismen dieser Kiemenschwingungen überträgt. Dafür spricht der hochausgebildete Kiemenrhythmus von *Necturus maculatus*, der vielleicht die prächtigsten Kiemenorgane unter den Amphibien besitzt: in völliger Ruhe (Babák, 15) sieht man an den letzteren lange Zeit hindurch einen vollkommen regelmäßigen ununterbrochenen Atemrhythmus anhalten, z. B. 60—80mal in der Minute, aber bei Sauerstoffmangel ist keine dyspnoische Beschleunigung desselben zu verzeichnen, ja im Gegenteil, es wird sogar oft bald eine deutliche Abnahme der Schwingungszahl angetroffen (während die Mundboden- [oder „Kehl"-]Atembewegungen sich vermehren); zieht man das Verhältnis der Mundboden-Atembewegungen und der Kiemenschwingungen in Betracht, soweit diese beiden Bewegungserscheinungen aneinander geknüpft erscheinen, so sieht man klar, daß in der Norm nur selten eine solche komplizierte Bewegungsfolge vorhanden ist, dagegen in sauerstoffarmem Wasser oft auftaucht, als ob eben die Tätigkeit des stark erregten und in raschem Rhythmus arbeitenden Kehlatemzentrums sich auf das Kiemenatemzentrum ausbreiten würde.

Eben bei *Necturus* überzeugt man sich von der weitgehenden Selbständigkeit dieses Kiemenatemzentrums bei reflektorischen Beeinflussungen: auf schwache Reize (Erschütterung, Beschattung) oder bei anscheinend spontanen Kriechbewegungen pflegt hier schon der Schwingungsrhythmus der äußeren (in der Regel stark entleerten und heftig an den Körper angezogenen) Kiemen eingestellt zu werden, während dann alleinige Kehlatmung ihre Stelle einnimmt, um sich später allmählich wieder hier und da mit Kiemenschwingungen zu verbinden und endlich fast zu verschwinden. Durch die schwächsten Reize, z. B. eine Bewegung der in der Nähe des Behälters befindlichen Person (ohne jede Erschütterung oder Beschattung) wird sogleich eine Verlangsamung des Kiemenrhythmus hervorgerufen. Doch läßt sich dabei eine merkwürdige Anpassungsfähigkeit beobachten, indem bei wiederholten Reizen die Kiemen ihre Bewegungen nicht mehr einstellen, ja sie sogar noch in halbangezogenem Zustande aufweisen.

Diese Abwesenheit der Blutregulation bei den Kiemenatembewegungen verdient hervorgehoben zu werden, da es sich hier um einen weiteren Fall handelt, in welchem bei den Amphibien die Existenz eines solchen nur reflektorisch beeinflußbaren Atemzentrums nachgewiesen wird (775). Wenn man das Verhalten eines normalen, in seinem Behälter befindlichen *Necturus* beobachtet, so findet man, daß da eine Blutregulation vorgetäuscht wird, indem vor der Lungenventilation während längerer Zeit die Kiemenschwingungen

progressiv ihre Zahl vermehren, nach der Luftaufnahme aber verringern bis sogar einstellen (dabei pflegen die Kiemen auch entleert an den Körper angezogen zu werden); man wird da lebhaft an die Sauerstoffapnoë des Schlammpeizgers (s. Fische p. 638) erinnert; aber bei näherem Zusehen handelt es sich um eine mit den Körperbewegungen bei der Lungenventilation verbundene Erscheinung (übrigens ist die respiratorische Lungentätigkeit bei *Necturus* wahrscheinlich ganz unbedeutend, s. den speziellen Teil).

Es verdient noch ein Umstand erwähnt zu werden; die Entwicklung des Kiemenatemrhythmus scheint in Beziehung zu stehen zu der Ausbildung der Kiemenorgane: *Necturus* weist die am besten ausgebildeten Kiemen auf und zugleich auch Atembewegungen derselben, im Gegensatze z. B. zu *Siren* (s. den speziellen Teil); bei den *Amblystoma*-Larven (s. BABÁK und KÜHNOVÁ, 19) entwickelt sich mit der fortschreitenden Ausbildung der Kiemen auch ihr Rhythmus und die funktionelle Verknüpfung desselben mit der Tätigkeit des Kehlatemzentrums; bei ausgewachsenen Tieren werden um so zahlreichere Kiemen- resp. Mundboden-Kiemenatembewegungen angetroffen, je besser die äußeren Kiemen ausgebildet sind.

Vergleichende Uebersicht der Atemmechanismen der Amphibien vom funktionellen und phylogenetischen Standpunkte.

Als Grundphänomen der Atemmechanismen bei den Amphibien kann man wohl die „Kehlbewegung" betrachten, indem dabei durch die Senkung des Bodens der Mund-Pharynxhöhle das Atemmedium proximalwärts aspiriert und durch die Hebung desselben distalwärts befördert wird. Es bestehen aber viele Abänderungen dieses einfachen Mechanismus, und außerdem findet man auch noch andere Atemmechanismen vor, von denen insbesondere die Bewegungen der äußeren Kiemen hervorzuheben sind. Wir wollen zunächst diejenigen Atemformen überblicken, deren wesentlicher Bestandteil die Kehlbewegung ist.

I. Bei den Proteiden und Sireniden kommt die Kehlbewegung in der Norm hauptsächlich bei dem Verschlucken der Luft in die Lungen in Betracht, als ein Teilmechanismus dieser komplexen Bewegung, während ein eigentlicher Kehlatemrhythmus, der das Atemwasser regelmäßig vom Munde durch die Kiemenspalten (und in die Nachbarschaft der äußeren Kiemen) befördern würde, nicht vorhanden ist; es treten da die Kehlbewegungen als Hilfsvorrichtung der Wasseratmung in der Norm ganz unregelmäßig und gewöhnlich vereinzelt auf, vermehren sich in der Regel bei verschiedenen Körperbewegungen (insbesondere *Siren*), um durch Sauerstoffmangel des Wassers entweder indirekt (bei der erfolgenden Unruhe, *Siren*), oder direkt (durch Blutreizung, *Necturus*) gesteigert zu werden. Es besteht also bei diesen Perennibranchiaten ein niedriger Zustand der Entwicklung des „Kehlatemzentrums". Da die Lungenatmung eigentlich als primitiver, an die Dipnoer erinnernder Schluckakt (wahrscheinlich wesentlich analog dem Mechanismus des Nahrungsverschluckens, wie denn auch die Luft durch Schnappbewegung der weit aufgerissenen Mundspalte aufgenommen wird) erscheint, der — wohl je nach dem Grade der Ausgiebigkeit der Atemtätigkeit der Lungen — im Sauerstoffmangel

nicht (*Necturus*) oder deutlich (*Siren*) vermehrt wird, aber keinen regelmäßigen Rhythmus aufweist, so kann man hier nicht von einem „Lungenatemzentrum" im Sinne der bei Fröschen vorhandenen Zustände sprechen, sondern nur sagen, daß die Ventilation der Lungen auf ähnliche Weise zustande kommt, wie sonstige verschiedene Körperbewegungen, insbesondere wie die Nahrungsaufnahme oder die Suche nach der Nahrung (d. h. reflektorisch, oder aus inneren Reizquellen heraus = „instinktiv"). — Es ist bemerkenswert, daß sowohl in bezug auf die Kehl-, als auch auf die Lungenatmungen die ersten Entwicklungsstadien der Urodelen und Anuren ein ähnliches Verhalten aufweisen, so daß man sie in diese Gruppe einschließen könnte.

II. An zweiter Stelle sind die larvalen Urodelenformen und zugleich die neotenischen Formen z. B. der Amblystomatinen zu berücksichtigen, bei denen der Kehlbewegung schon eine merklich größere Bedeutung für die Atembewegungen zukommt. Bei etwas erwachsenen Tieren kann man da schon einen gewissen Rhythmus der Wasserdurchspülung der Mund-Pharynxhöhle feststellen, der allerdings erst allmählich sich entwickelt und immer verhältnismäßig nicht sehr frequent und nicht sehr regelmäßig ist; doch wird er schon nicht nur reflektorisch, sondern auch deutlich durch den Sauerstoffgehalt des Blutes beeinflußt, insbesondere bei erwachsenen (neotenischen) *Amblystoma*-Formen (es läßt sich hier auch die allmähliche Entwicklung der Blutregulation des „Kehlatemzentrums" ontogenetisch verfolgen; über die Anurenlarven, welche in mancher Hinsicht hochentwickelte Atemmechanismen aufweisen, werden wir noch weiter zu sprechen haben). — Die Lungenatmung behält da noch den ursprünglichen einfachen Charakter des Luftverschluckens bei, wie dies in der ersten Gruppe der Fall war, und, obzwar sie sehr deutlich durch den Sauerstoffgehalt des Mediums in ihrer Frequenz beeinflußt wird, liegt hier noch kein Grund vor, einen speziellen nervösen Mechanismus — ein Lungenatemzentrum — anzunehmen.

III. Als dritte Hauptgruppe sind die (geschlechtsreifen oder wenigstens) metamorphosierten Urodelen und Anuren anzuführen, bei denen die Kehlbewegungen einerseits zu einem integrierenden Bestandteile des hochkomplizierten Lungenatemaktes wurden, andererseits aber auch selbständig als Kehlatemrhythmus anzutreffen sind. Hier ist die volle Veranlassung gegeben, ein funktionell hochorganisiertes Lungenatemzentrum vorauszusetzen, da hier einerseits eine sehr genaue zeitliche Koordination räumlich weit entfernter Teile des Atemapparates in bestimmter Reihenfolge durchgeführt wird, andererseits aber nicht nur eine reflektorische, sondern auch eine sehr feine chemische Regulation dieser Atembewegungen zustande kommt. Zugleich aber dürfen wir mit vollem Recht ein einfacher tätiges Kehlatemzentrum hypostasieren, dessen muskelkoordinatorische Funktion weit beschränkter ist und bei dem auch keine Blutregulation sich nachweisen läßt. (Dieses allein findet man bei den lungenlosen Salamandriden in Tätigkeit, bei denen wir aber zugleich die feine reflektorische Beeinflußbarkeit dieses Mechanismus zu bewundern Gelegenheit haben.)

Wollte man nun vom phylogenetischen Standpunkte aus diese Verhältnisse überblicken, so liegt in diesen drei Gruppen gleich-

sam eine fortschreitende Entwicklungsreihe der peripheren und zentralen Atemmechanismen vor uns. Und der Umstand, daß sich bei den in der zweiten Gruppe angeführten Formen in der Jugend ein lebhaft an die erste Gruppe erinnerndes Verhalten, nach der Metamorphose aber dasjenige der dritten Gruppe beobachten läßt, ist eine interessante ontogenetische Stütze einer solchen Auffassung.

Wir müssen nun auf einige Einzelheiten eingehen, um ihre Beziehung zu der vorgelegten Einteilung zu bewerten. Es scheint z. B., daß es im Grunde ohne größere Bedeutung ist, ob eine Amphibienform proximalwärts durch die Nasengänge oder durch die Mundspalte das Atemmedium aufnimmt. Bei der Gruppe I und II geschieht dies vorwiegend durch den Mund, obzwar man oft zugleich die Wasseraufnahme auch durch die Nasengänge zustande kommen sieht; die Luft scheint da fast durchwegs durch den Mund geschöpft zu werden (es ist bemerkenswert, daß auch bei III hier und da, insbesondere im Sauerstoffmangel oder bei anderweitiger Behinderung der Atmung, der Mund weit aufgerissen zu werden pflegt, als ob auf diese Weise der ursprüngliche Modus der Luftaufnahme wiederhergestellt würde).

Die Beförderung des Atemmediums erfolgt bei I und II distalwärts (obwohl man zuweilen bei den *Amblystoma*-Larven auch eine Regurgitation zu sehen bekommt; bei den Ausspeibewegungen handelt es sich um eine reflektorische Abänderung des Atemaktes). Das Atemwasser wird durch die Kiemenspalten nach den äußeren Kiemen „verschluckt", die Luft beim Verschließen der Kiemenlöcher (und des Schlundes) in die Lungen, wobei proximalwärts die Mundspalte und die Nasenlöcher passiv oder aktiv verschlossen werden (wird die Luft kräftig verschluckt, so tritt sie teilweise durch die Kiemenspalten hervor, was bei den Perennibranchiaten sogar oft zu sehen ist; bei Verhinderung der Lungenatmung kann die Luft bei III in den Darm eingepreßt werden). Die Kehlatmungen der Gruppe III befördern aber die Atemluft durch die geöffnet bleibenden Nasengänge wieder nach außen, indem dabei die Lungen verschlossen werden und Kiemenspalten nicht vorhanden sind.

Die Beziehung des hochentwickelten Lungenatemaktes der imaginalen Urodelen und Anuren zu den Mund-Pharynx- oder „Kehl"-Atmungen der wasserlebenden Formen liegt auf der Hand: die erste Atemart kann man als höhere Entwicklungsstufe der zweiten auffassen, indem bei der ersten die Aufnahme des Atemmediums durch die Nasengänge und das Einpressen desselben in die Lungen stattfindet; es ist möglich, diese Umbildung sich auf Grund des ontogenetischen Verhaltens der Gruppen II und III vorzustellen auf die Weise, daß das betreffende Atemzentrum der primitiven (resp. Larven-)Form zum Lungenatemzentrum wird, nachdem eine funktionelle Verknüpfung mit den sekundär sich heranbildenden Nasenlöcher- und Kehlkopfmechanismen zustande gekommen ist; was die Regulation des Atemrhythmus betrifft, so besteht hier, was von besonderer Wichtigkeit ist (s. weiter unten), eine wesentliche Uebereinstimmung darin, daß in beiden Fällen auch zentrale oder chemische Einflüsse zur Geltung kommen. (Allerdings ist bei dem Lungenatemakte nebst der Aspiration und Inspiration auch noch eine Exspiration vorhanden, aber dies bedeutet keine wesentliche Weiterdifferenzierung des ganzen

Atemaktes, wie eben aus dem einfachen Mechanismus der Exspiration hervorgeht.)

Die Lungenventilation im Dienste der Atmung — so könnte man auf Grund mancher Befunde schließen — hat sich wahrscheinlich bei den Amphibien (durch „Funktionswechsel") aus der ursprünglich hydrostatischen Funktion der Lungensäcke herausgebildet (es ist bemerkenswert, daß wir z. B. bei *Necturus* bei Sauerstoffmangel keine deutliche Vermehrung der Lungenventilation beobachtet haben, s. auch das Verhalten der *Amblystoma*-Larven, wo dies erst allmählich sich einstellt). Im primitivsten Zustande, zu welchem aber sogar die imaginalen Urodelen, wenn sie sich dauernd im Wasser aufhalten, zurückkehren können, ist dieser Mechanismus ein wahrhaftes Verschlucken der Luft (wie dasjenige der Nahrung) durch die geöffnete Mundspalte, und es wird auch kein Rhythmus dieses Aktes wahrgenommen, so daß man von einem Lungenatemzentrum nicht zu reden braucht. Erst im weiteren bildet sich ein solches aus, wie eben auseinandergesetzt wurde, vielleicht im Anschluß an das „Kehlatemzentrum".

Die Kehlatmungen (Kehloscillationen) der imaginalen landlebenden Urodelen und Anuren müssen wahrscheinlich gesondert betrachtet und gar nicht mit den „Kehlatmungen" der Perennibranchiaten, larvalen und neotenischen Urodelen- und Anurenformen zusammengeworfen werden. Auch wenn wir von der Richtung des Atemstromes absehen, finden wir gewichtige Gründe für eine solche Trennung darin, daß der zentrale nervöse Mechanismus der Kehloscillationen oder Kehlatmungen der imaginalen Urodelen und Anuren gar keine Regulation durch die Blutreize aufweist, wie dies am besten bei den lungenlosen Salamandriden wahrzunehmen ist. Wir haben den Gedanken zu begründen versucht, daß es sich da um eine phylogenetische Neuerwerbung handelt, höchstwahrscheinlich in Beziehung zu den ökologischen Bedingungen des Lebens am Lande, womit in Uebereinstimmung steht, daß insbesondere die typischen Landbewohner unter den Amphibien — die lungenlosen Salamandriden — diese Art des Atemrhythmuns in höchster Entwicklung aufweisen. Der Kehlatemrhythmus zeichnet sich auch durch seine oft ungewöhnlich große Frequenz und die feinste Beeinflußbarkeit durch äußere, besonders aber auch durch innere Reize aus (nämlich durch die Innervationsentladungen bei den verschiedensten Körperbewegungen, ja sogar schon bei der Vorbereitung der letzteren).

Man könnte — auf Grund der in den vorhergehenden Abschnitten dargelegten Erfahrungen — sogar so weit gehen, diesen Kehlatemrhythmus der imaginalen Urodelen und Anuren als ihren eigentlichen normalen Atemrhythmus aufzufassen, während die Lungenventilationen nur als vereinzelte, gewöhnlich durch äußere Reize oder durch Ausführung der verschiedensten Körperbewegungen ausgelöste Atemerscheinungen insbesondere unter ungünstigen Gaswechselbedingungen der Atmung zur Hilfe kommen, wobei eben die chemische Reizbarkeit des Lungenatemzentrums sich geltend macht.

Die Wasserventilation der Oropharyngealhöhle, wie sie insbesondere bei den wasserlebenden Tritonen vorkommt, scheint nur eine weitere sekundäre Abänderung der eigentlich den Luftwechsel vermittelnden Kehloscillationen zu sein; ihre geringere Frequenz ist vielleicht in der Dichte des Wassermediums begründet, mit der viel-

leicht auch der Umstand in Beziehung zu bringen ist, daß bei solchen wasseratmenden Tritonen die Ausatmung zum großen Teile durch den halbgeöffneten Mund vollführt wird. Eine weitere Abänderung der Kehlatmungen kommt gleichfalls bei den Tritonen (vielleicht auch anderen Urodelen, sogar auch bei Perennibranchiaten) vor, indem etwas Luft in den Mund genommen wird und nun der Wasseratmungsrhythmus vor sich geht, wobei — ähnlich wie bei der „Notatmung“ der Fische — das Wassermedium besser mit Sauerstoff versorgt wird als bei der ausschließlichen Wasserventilation.

Die außerordentlich frequenten und durch feine chemische Regulation ausgezeichneten Kiemenatembewegungen der freilebenden Anurenlarven bilden eine eigene, sehr bemerkenswerte Erscheinung, die sich vielleicht als ökologische Anpassung an die ganze Lebensweise, ähnlich wie die speziell entwickelten „inneren“ Kiemen usw., auffassen läßt. Im Vergleiche mit den metamorphosierten Formen könnte man mit gewissem Recht diesen larvalen Atemrhythmus als eine höhere Funktion bezeichnen. Das Lungenatemzentrum der imaginalen Formen, welches allein man mit diesem Kiemenatemzentrum in Beziehung bringen darf, zeigt nicht mehr so regelmäßige rhythmische Tätigkeit, wird nicht mehr so fein durch Blutreizung beeinflußt usw. Es haben zwar ältere Autoren (Martin-Saint-Ange, 130, Heinemann, 95) den frequenten Kehlatemrhythmus der imaginalen Anuren (und Urodelen) von diesen Kiemenatembewegungen als eine „rudimentäre Funktion“ abgeleitet, doch unsere oben angeführten Gründe sprechen dagegen; dazu müssen wir noch bemerken, daß die erwähnte Ansicht höchstens für die Anuren eine gewisse Wahrscheinlichkeit besitzen könnte, aber nicht mehr für die Urodelen, deren Larven gar keinen so auffälligen „Kehlatemrhythmus“ aufweisen, der mit den Kehloscillationen der umgewandelten Tiere eine Aehnlichkeit hätte. Außerdem müssen wir darauf hinweisen, daß ähnliche Kehlbewegungen auch bei den Reptilien, ja sogar Vögeln (von Heinemann selbst) beschrieben wurden, wo man doch von keinem Rudiment der Kiemenatembewegungen sprechen kann.

Der Kiemenatemrhythmus der Anurenlarven erinnert uns, wie auch so manche anderen physiologischen und morphologischen Charaktere derselben, an den Kiemenatemrhythmus der Fische, obwohl es sich höchstwahrscheinlich nur um eine Konvergenzerscheinung handelt (tatsächlich findet man bei eingehender Analyse, daß diese Uebereinstimmung eine oberflächliche ist). In dieselbe Kategorie gehört wohl auch die so frappante Aehnlichkeit der Lungenventilationen der Perennibranchiaten, ja sogar der wasserlebenden imaginalen Urodelen mit der Lungenventilation der Dipnoer (s. p. 674).

Allerdings müssen wir aber anerkennen, daß die Beförderung des Atemwassers durch die Mund- und Pharynxhöhle und die Kiemenspalten nach außen, wie sie bei den meisten larvalen Amphibienformen, ja bei den Perennibranchiaten zeitlebens (freilich in sehr verschiedener Ausbildung) vorkommt, im wesentlichen mit dem Kiemenatemmechanismus der Fische übereinstimmt, auch in betreff der Blutregulation (die allerdings bei den Amphibien ebenfalls sehr verschiedene Grade aufweist). Ja man darf vielleicht noch mehr sagen: es scheint, daß das Lungenatemzentrum der imaginalen

Urodelen und Anuren sich gleichsam auf Grund des „Kehlatemzentrums“ der larvalen Formen entwickelt hat und auf diese Weise eine gewisse Beziehung zu dem Kiemenatemzentrum der Fische besitzt; auf der anderen Seite aber dürfte man den zentralen nervösen Mechanismus der Reptilien und Homoiothermen (obwohl die Mechanik der Lungenfüllung da im Einsaugen, nicht Einpressen der Luft besteht) mit dem Lungenatemzentrum der Amphibien vergleichen, so daß auf diese Weise eine einheitliche Auffassung der zentralen respiratorischen Nerventätigkeit bei den Wirbeltieren möglich erscheint (s. BABÁK, 17).

Wie wir gesehen haben, sind aber noch andere Atemmechanismen bei den Amphibien vorhanden, welche keine (oder erst sekundär erworbene) Beziehung zu dem Kehlbewegungstypus der Atmung aufweisen. So die rhythmischen Bewegungen der äußeren Kiemen (vgl. p. 708, 787), welche eine funktionelle Verknüpfung mit den „Kehlatembewegungen“ eingehen können, oder die rhythmischen Schwingungen des Schwanzes bei einigen embryonalen Formen (s. p. 787 und den spez. Teil); vielleicht auch die allgemeinen Körperbewegungen der Embryonen in den Eihüllen, weiter die Flimmertätigkeit der letzteren usw.

Spezieller Teil.

A. Apoda.

Coeciliidae (Gymnophiona)

leben als „Blindwühlen“ in feuchter Erde; sie besitzen nur die rechte Lunge, als langen zylindrischen Sack entwickelt. Ueber die Atembewegungen konnten wir keine Angaben finden. PAGENSTECHER (148) bemerkt wohl nur auf Grund der Anatomie, daß sie sich — mit „Rippen“ ausgestattet — „für die Atmung gänzlich den Schlangen anschließen“.

Die Eier werden von dem um sie gewundenen Weibchen behütet. Die hochdifferenzierten mächtigen äußeren Kiemen werden nur bei den kleinen im Ei eingeschlossenen Larven angetroffen, aber dann, wahrscheinlich bei der Wanderung ins Wasser, verloren; es kommt ihnen wohl zugleich die Aufgabe zu, den Transport von Nährstoffen aus den Sekreten der Mutter zu besorgen. Nach SARASIN (166) befinden sie sich in der Eiflüssigkeit in steter Bewegung (die wohl durch die Muskeln der Visceralbogen bewirkt wird). Die großen im Mutterleibe eingeschlossenen (bis 157 mm langen) Larven von *Typhlonectes compressicauda* sind durch die mächtigen platten Kiemengebilde bekannt. Während der Rückbildung der Kiemen sieht man (*Ichthyophis*) an der Basis der dritten Kiemenbüschel ein Paar Kiemenspalten entstehen. — Die Tiere sollen sich oft der Oberfläche nähern, „um zu atmen“ (GADOW, 79). Bei *Hypogeophis* werden vier Paar Kiemenspalten angelegt (1. zwischen Hyoid- und erstem Branchialbogen, 4. zwischen drittem und viertem Kiemenbogen), auf kurze Zeit auch Spiracularspalten zwischen Quadratum und Hyoidbogen, und nebst den drei Paar äußeren Kiemen, von denen das dritte rudimentär ist, entwickeln sich kleine Anlagen derselben auf dem Hyoid- und Mandibularbogen (gleichsam als „innere“ Kiemen).

B. Urodela.

Die einzelnen Abteilungen, insbesondere die Amphiumidae, Amblystomatinae, Proteïdae, Sirenidae sind bisher bezüglich der Atemmechanismen ungenügend erforscht.

Es werden da wahrscheinlich verschiedene Abweichungen auch in der Morphologie der Atemwege usw. bestehen. Nach FISCHER (76) z. B. sollen bei *Amphiuma, Menopoma, Siren* und *Menobranchus* die inneren Nasenöffnungen durch Hautfalten verschlossen werden (bei „*Siredon*“ durch die Zungenbeinhörner); der Zwischenkiefer soll starr und das Nasengerüst primitiv gebaut sein. Nach PAGENSTECHER (148) sollen bei manchen Urodelen die durch knorpelige Anhänge der Wirbelquerfortsätze angedeuteten Rippen an vielen, ja allen Rumpfwirbeln entwickelt sein, und ihre Hebung und Senkung, unterstützt durch die Befestigung der Lungen, könnte für die Atmung in Anspruch genommen werden.

Die Lungen scheinen bei einigen Gruppen nur eine untergeordnete Respirationstätigkeit zu besitzen, ja sogar nur als hydrostatische Apparate (CAMERANO, 47—51) nach Art der Schwimmblasen zu funktionieren (s. auch bei WINTERSTEIN d. Handb. p. 193). Die Bewegungen der äußeren Kiemen sind nur bei einigen als ein eigentlicher Atemrhythmus entwickelt (mit Regulation durch Nervenbahnen). Die wassererneuernden Kehlbewegungen weisen alle Stufen auf von unregelmäßig erscheinenden vereinzelten bis zu rhythmisch erfolgenden, ja sogar durch das innere Medium regulierten Atembewegungen. — Das Lungenatemzentrum der landlebenden metamorphosierten Formen der Salamandriden (und wahrscheinlich Amblystomatinen) ist ein koordinatorisch und regulatorisch hochentwickelter nervöser Apparat, ähnlich demjenigen der Anuren; nebstdem ist hier ein die Luft in der Mund-Pharynxhöhle erneuernder Kehlatemrhythmus entwickelt.

a) Amphiumidae.

Sie besitzen in ausgebildetem Zustande keine Kiemen, und die Kiemenspalten sind auf ein paar kleine Löcher reduziert oder überhaupt nicht vorhanden. Nach PAGENSTECHER (148) soll der Hautsaum eine wahre Klappe bilden, die die Spalte völlig verschließen kann. *Cryptobranchus* (*Menopoma*) *alleghaniensis* lebt dauernd im Wasser; die rechte Kiemenspalte kann verschlossen sein; *C. japonicus* (s. *Megalobatrachus*) *maximus* hat überhaupt keine Kiemenlöcher: TEMMINCK und SCHLEGEL (s. GADOW, 79) zählten in je 6—10 Minuten eine Luftaufnahme (in der Gefangenschaft), wogegen sie nach SASAKI in der Natur seltener erfolgen soll; das kleinste Exemplar des letzteren Autors hat 19 cm gemessen und drei Paar ganz kurze Branchialauswüchse aufgewiesen, während bei einem 20,5 cm langen die Kiemen überhaupt fehlten und nur die Kiemenspalten zu sehen waren, wonach bei einem 24,5 cm langen auch diese verschwunden waren. — Die Larven besitzen wohl in einem gewissen Stadium drei Paar entwickelte Kiemen. Die Larven von *Amphiuma means* (*tridactyla*) verlieren ihre Kiemen schon bei einer Körperlänge von 6—9 cm. — Nach KERBERT trägt das Männchen die um seinen Körper umgewickelten Eierstränge herum und erneuert durch zeitweise erfolgende pendelartige Bewegungen des ganzen Körpers das Atemmedium („und verhindert die Entwickelung der Pilze“, s. SCHOENICHEN, 171).

b) Proteidae.

Drei Paar äußere Kiemen sind während des ganzen Lebens vorhanden. *Necturus maculatus* (*Menobranchus lateralis*) besitzt hochausgebildete Kiemen und zwei Kiemenspalten; die rot gefärbten Kiemen werden hie und da plötzlich kontrahiert und blaß; sehr selten steigen die Tiere, um Luft aufzunehmen, empor, aber kleine Luftbläschen werden oft, auch bei Reizung, entleert (Gadow, 79). *Proteus anguineus* soll in nicht genügend durchlüftetem Wasser Luft während des Emporsteigens abgeben und neue aufnehmen; die Kiemen werden zeitweise plötzlich kontrahiert (Gadow). Ueber die Lungenatmung des letzteren s. schon in diesem Teile des Handbuchs bei Winterstein p. 195. Camerano hält die Lungen der Proteiden hauptsächlich für hydrostatische Organe. — Clemens (53) gibt an, daß *Menobranchus* nach Verlust der Kiemen weiterlebt.

Babák (15) hält die Kiemen von *Necturus* für die bestentwickelten bei den Amphibien; die Kontraktionsfähigkeit der tiefroten, sehr blutreichen Organe ist überraschend und würde eine spezielle Untersuchung erfordern. Die Tiere sind äußerst reizbar (wohl im Lichte, da sie Nachttiere sind), und die Kiemen geben durch ihre Reaktionen den Reizzustand am schönsten kund. In völliger Ruhe sieht man oft lange Zeit hindurch ganz regelmäßige ununterbrochene Oscillationen der Kiemen als speziellen Atemrhythmus (Gadow erwähnt diese auffälligste Erscheinung seltsamerweise nicht); bei den feinsten Licht-, Schall-, Erschütterungsreizen, aber auch ohne nachweisbare äußere Veranlassung wird dieser Rhythmus verlangsamt oder sogar eingestellt, oder auch eine plötzliche Kontraktion („Abwelken") und Anziehung der welken Organe an den Körper ausgelöst; oft werden sie auch bei völliger Ruhe lange Zeit so angedrückt gehalten; auf der anderen Seite aber läßt sich an demselben Schwingungsrhythmus eine merkwürdige Gewöhnung an die äußeren Reize feststellen. S. darüber und über die Beziehung zu den Lungenventilationen im allgemeinen Teile p. 788. — Die Luftaufnahmen erfolgen zuweilen oft, andere Male unter denselben äußeren Bedingungen sehr selten. — Die Kehlatembewegungen treten selbständig oder auch mit den Kiemenschwingungen verbunden auf. Endlich wird zuweilen ein weites Maulaufsperren wahrgenommen, worauf das Wasser nach hinten entleert wird.

Im Vergleich mit den *Amblystoma*-Larven finden wir die Koordination der Kehl- mit den Kiemenatembewegungen sehr lose, also die Tätigkeit des Kiemenatemzentrums weitgehend unabhängig und, wie p. 788 angeführt wurde, ohne Blutregulation, während die Kehlatembewegungen eine solche zu besitzen scheinen (s. p. 789). Die Lungenatmung wird wahrscheinlich von völlig untergeordneter Bedeutung sein.

Demgegenüber scheint nach Babák (15) die Lungenatmung des *Proteus* ausgiebiger zu sein; es kommt da auch zuweilen das mächtige Aufsperren des Maules vor; die Kiemenschwingungen sind bei weitem nicht so entwickelt wie bei *Necturus* (entsprechend der schwächeren Entwicklung der Organe). Es sind eingehendere Beobachtungen notwendig. — S. p. 190, 198.

c) Sirenidae.

Die Kiemen sind bei den Jugendformen gut entwickelt, verschwinden dann, um neuen Kiemenorganen Platz zu machen, welche

Cope (54) nicht mehr für Larvenorgane hält; doch können ältere Tiere in den Aquarien wieder kiemenlos werden (Wiedersheim, 200, hat dies im Winter beobachtet, s. weiter; Clemens berichtet nach Ebber, daß *Siren* nach Verlust der Kiemen [durch Abfressen] mehrere Monate lebte bis zur Neubildung derselben); alte *Pseudobranchus* besitzen funktionslose, mit Haut bedeckte unbewegliche Kiemen. Siren soll zeitweise auf feuchtem Boden umherkriechen; Ellis (73) hält die Kiemen der größeren Exemplare für Luftatmungsorgane. Vaillant (191) hat behauptet, daß die aufgenommene Luft wieder aus den Kiemenlöchern ausgepreßt wird, um die Kiemenatmung zu fördern. Nach Wiedersheim soll die Luft nach der Ventilation nur teilweise den Kiemenspalten (von denen *Siren* 3 Paare aufweist) entströmen; es werden in der Umgebung der letzteren zitternde, mit abwechselndem Oeffnen und Schließen der Löcher verbundene Bewegungen wahrgenommen; mit Verwunderung sah der Autor, daß das Tier durch die Nasenlöcher Wasser einsaugt. Camerano hält die Lungen der Sireniden hauptsächlich für hydrostatische Organe.

Babák (15) hat bei kleinen (etwa 15 cm langen) Sirenen kleine, später sich vergrößernde Kiemen (allerdings im Verhältnisse z. B. mit *Necturus* wenig entwickelte) beobachtet, wobei insbesondere die Kiemenblättchen grob und wenig zahlreich sind; sie sind auch nicht sehr blutreich und zeigen keine rhythmischen Atembewegungen; nur während der Kriechbewegungen werden hier und da ruckweise Schwingungen derselben wahrgenommen, schwächere auch bei den Bewegungen der einen oder anderen Extremität usw. Die feinen Oscillationen der Kiemen, welche zuweilen auftauchen, scheinen keine respiratorische Bedeutung zu haben. — Das in der Ruhe langsam aus dem Loche austretende Tier streckt die Schnauze etwa bis zu den Augen in die Luft hinaus und nimmt durch die breit geöffnete Mundspalte Luft auf; zuweilen wird fast der ganze Kopf, mit der Unterseite nach oben gekehrt, ausgestreckt, und in dieser Lage erfolgt die Luftaufnahme; beim Untertauchen kann eine oder mehrere Luftblasen durch die Mundöffnung oder die Kiemenspalten entleert werden; der Akt des Luftverschluckens gibt sich durch Bewegungen des Mundbodens zu erkennen (und kann auch von Kiemenschwingungen begleitet werden). Die Luftaufnahmen erfolgen am Tage je nach dem Grade der Ruhe in 10—30 Minuten, aber auch in 1—2 Minuten.

Die langsam oscillierenden Bewegungen des Bodens der Mund- und Pharyngealhöhle treten isoliert oder gruppenweise auch sonst auf; erscheinen sie nach längerer Pause, so läßt sich auf eine baldige Luftaufnahme schließen. Bei unruhigen Tieren sieht man zuweilen oder sogar oft ein mächtiges Aufsperren des Maules im Wasser, wobei oft zugleich ein fast ununterbrochener Rhythmus von „Kehlatembewegungen" wahrgenommen wird.

In sauerstoffarmem Wasser oder bei Ventilation aus Wasserstoffatmosphäre werden die Kiemen ausgebreitet und blutreich, und es pflegen die Luftaufnahmen vermehrt zu werden; die Lungenatmung wird wahrscheinlich genügend ausgiebig sein (wofür auch die Größe der bis zur Kloake reichenden Lungensäcke spricht). Es tritt weiter häufig das eben erwähnte Maulaufsperren ein (vielleicht nur als Zeichen des Unbehagens oder der Unruhe); die Vermehrung der Kehlatembewegungen scheint nur an die

allgemeine Unruhe gebunden zu sein. Wird eine weitergehende Erstickung herbeigeführt — sauerstoffarmes Wasser mit Wasserstoffatmosphäre — so tritt sehr rasch Unruhe mit stark vermehrten „Luft"-Aufnahmen und bald auch häufigem Maulaufsperren ein, aber die Kehlatembewegungen sind nicht frequenter als in der Norm bei gereizten Tieren (s. im übrigen das Original). Ueber die niedrige Ausbildung der Regulationseinrichtungen der Atemmechanismen bei *Siren* s. den allgemeinen Teil p. 789.

Bei *Pseudobranchus striatus* ist nur ein Paar Kiemenspalten vorhanden (Gadow).

d) Salamandridae.

1. Salamandrinae.

Die Kiemen bleiben bei den Tritonen oft sehr lange erhalten, besonders über den Winter, mitunter sogar lebenslang (neotenische Formen). Ueber die außerordentlich ausgebildeten Kiemen der intrauterin sich entwickelnden Larven von *Salamandra maculosa* und *S. atra* s. schon bei Winterstein p. 190. Es ist bemerkenswert, daß nach Frl. v. Chauvin (52) diese höchst blutreichen, bis zum Schwanzende reichenden Organe in der reichlich Blut enthaltenden Flüssigkeit des Eileiters sich lebhaft auf und ab bewegen sollen; außerdem wird auch dem relativ hoch ausgebildeten Schwanzsaume Bedeutung als Respirationsorgan zugeschrieben (v. Hoeven, 102). Schon vor der Geburt werden diese Embryonalkiemen zurückgebildet und die Jungen können kiemenlos zur Welt kommen. Babák und Dědek (8) haben im Sauerstoffmangel bei *Salamandra maculosa*-Larven eine mächtige Entwicklung dieser Organe erzielt.

Die älteren Larven vollführen mehr oder minder regelmäßige Schwingungen der äußeren Kiemen sowie wassererneuernde Kehlbewegungen (der Wasserstrom, den wir bei der Metamorphose sich nähernden Larven von *Triton alpestris* untersucht haben, ist sehr schwer zu entdecken). Ueber die Lungenatembewegungen und Kehlatembewegungen der metamorphosierten Formen s. 718, 730; über die Wasserventilation der Mundhöhle p. 792; über die Kombination der Wasser- und Luftatmung p. 712. Ueber die lungenlose *Salamandrina perspicillata* s. weiter im Abschnitt über die lungenlosen Salamandriden.

Nach Haro (93) soll bei den Salamandern die exspiratorische Wirkung der stärkeren Bauchmuskeln verhältnismäßig auffälliger sein (gegenüber den Anuren). Allerdings würde nach dem Autor zugleich die Inspiration ähnlich wie bei den Anuren vorwiegend passiv zustande kommen, was sich nicht halten läßt. Es mag aber sein, daß hier manche kleinere Abweichungen im Atemmechanismus vorkommen, über welche aber erst physiologische Untersuchungen anzustellen wären.

Nach Brunner (41, 43, 44) bestehen bei den Salamandriden (im Gegensatz zu den Anuren) (glatte) Nasenflügelmuskeln und zwar M. constrictor naris, M. dilatator naris, M. dilatator naris accessorius (der letztere fehlt bei einigen lungenlosen usw., s. das Original). Der Autor erklärt ihre Erhaltung (in Anbetracht des Landlebens der lungenlosen, wo kein Untertauchen vorkommt) durch Schutzfunktion beim Regen.

Ueber die ohne Lungenatmung in fließendem Wasser lebenden Tritonen s. schon bei Edwards (72). Preyer (156) hat aus der Mutter herausgenommene Larven von *Salamandra maculosa* monatelang ohne Luftzutritt in gut gelüftetem Wasser (viel Pflanzen usw.) gehalten. Marcacci (128) gibt an, daß der Lungen beraubte Tritonen durch den Darmkanal Luft atmen sollen (es sollen da z. B. 15 „Exspirationen" in 1 Stunde vorkommen). — Couvreurs (61) mißlungene Versuche über Wasseratmung der Lungen bei Tritonen führen wir als Kuriosum an.

2. Desmognathinae. Plethodontinae.

Diese zwei Unterfamilien sind von unserem Standpunkte insbesondere dadurch bemerkenswert, daß sie eine Fülle von lungenlosen Formen enthalten; rechnet man dazu einige von den Salamandrinen und Amblystomatinen, so können wir diese lungenlosen Salamandriden mit vollem Rechte selbständig behandeln, da sie sich auch in Hinsicht auf die Mechanik und Innervation der Atembewegungen als eine einheitliche Gruppe darstellen lassen. In der neuen Arbeit BABÁKS (15) werden die uns interessierenden morphologischen, physiologischen und ökologischen Umstände ausführlich zusammengestellt, nach den eigenen Untersuchungen sowie denjenigen von H. H. WILDER (201—204), CAMERANO (48—51), LÖNNBERG (125, 126), BETHGE (33), BARROWS (22), RITTER und MILLER (159), DEHAUT (69), GOGGIO (87), SEELYE (175; die Verfasserin identisch mit BARROWS), LAPICQUE und PETETIN (120), J. W. WILDER (205). S. auch WINTERSTEIN in dies. Handb. p. 214.

Die Familien Plethodontinae und Desmognathinae scheinen durchwegs lungenlos zu sein; für die erstere ist dies nachgewiesen bei *Plethodon cinereus, P. glutinosus, P. erythronotus, Batrachoseps attenuatus, Spelerpes bilineatus, S. fuscus, S. guttolineatus, S. longicauda, S. porphyriticus, S. ruber, S. variegatus, Manculus quadridigitatus, Anaides lugubris* (*Autodax l.*); für die zweite bei *Desmognathus brimleyorum, D. fuscus, D. f.* var. *auriculatus, D. nigra, D. ochrophaeus, Leurognathus marmorata*; unter den Salamandrinen *Salamandrina perspicillata*; unter den Amblystomatinen *Amblystoma opacum.*

Da sich bei den Salamandriden die verschiedensten Uebergänge von mehr oder minder reduzierten Lungen bis zu völligem Fehlen jeder Spur derselben feststellen lassen, scheint es, daß die Lungenatmung der Salamandriden überhaupt im Vergleich mit jener der Anuren von geringerer Bedeutung ist, und daß je nach den ökologischen Bedingungen eine verschieden weit reichende Reduktion der Lungen stattgefunden hat; vielleicht gibt sich darin auch die andersartige Funktion der Lungen kund, welche insbesondere CAMERANO mit Nachdruck hervorgehoben hat, nämlich die hydrostatische: es ist bemerkenswert, daß fast sämtliche lungenlose Salamandriden landlebend sind und im Wasser heftige Unruhe zeigen (BABÁK, 15) (s. aber LÖNNBERG und GADOW, 79: *Spelerpes* [*Gyrinophilus*] *porphyriticus* [*salmoneus*] hält sich auch im Wasser auf).

Es kommt wohl auch bei den lungenlosen Salamandriden der Hautatmung eine große, vielleicht sogar eine größere Bedeutung zu als bei den lungenatmenden, aber ohne Zweifel muß man auch der oropharyngealen, ja sogar ösophagealen Schleimhaut einen wichtigen Anteil an dem Gaswechsel zuerkennen, schon wenn man nur die Größe dieser Schleimhautflächen (mindestens $^1/_4$ der Hautfläche, aber in erweitertem Zustande wohl mehr — in dieser Hinsicht erwähnt WILDER, daß der lange Oesophagus von *Desmognathus, Spelerpes* und *Plethodon* durch Muskeln „distended“ gehalten wird), dann ihre Blutversorgung und insbesondere die sehr ausgebildeten Kehlatmungen berücksichtigt (s. p. 775).

BETHGE hat diese Kehloscillationen „äußerst unregelmäßig“ gefunden; CAMERANO hat bei erregter Atemtätigkeit bis über 300 Oscillationen in 1 Minute gezählt, sie erfolgen gewöhnlich unaufhörlich

sowohl in der Ruhe als auch bei der Lokomotion; bei jungen Tieren sollen häufigere und stärkere Kehlatmungen vorhanden sein (bei 17° C zeigte eine erwachsene *Salamandrina perspicillata* in 1 Sekunde 3,25—4,54, ein junges Tier 4,25—5,14); der minder lebhafte *Spelerpes fuscus* weist einen langsameren Athemrhythmus auf (2,75—3.60); auf Reize wird der Rhythmus eingestellt. Bei *Euproctus montanus* zählten Lapicque und Petetin 140—200 Kehlbewegungen in 1 Minute, welche bei steigender Temperatur keineswegs regelmäßig beschleunigt werden; über 30° C ist der Rhythmus völlig unregelmäßig und verschwindet bald unter krampfartigen Allgemeinbewegungen (bei *Triton mormoratus* und *T. cristatus* erst bei 35–36° C). Im Wasser eingeschlossen, erneuert *Salamandrina perspicillata* durch Oeffnen und Schließen des Mundes den Wasserinhalt der Mundhöhle und soll dadurch ihr Leben verlängern (Camerano). Die „Wasserventilation“ der untergetauchten lungenlosen Salamandriden hält aber Babák für völlig bedeutungslos für den Gaswechsel; in der Regel wird der Kehlatemrhythmus nach der Berührung des Kopfes mit Wasser eingestellt (*Spelerpes fuscus*), ja Störungen des letzteren kommen schon bei der Berührung des Rumpfes mit Wasser zum Vorschein; nur hier und da nimmt man ganz feine Kontraktionen am Boden der Mundhöhle wahr, später wird das Maul leicht geöffnet und eine Luftblase entleert, was sich wiederholen kann, worauf der Mundboden gewöhnlich dem Gaumen angepreßt gehalten wird; bei fortgeschrittener Erstickung wird die Mundspalte geöffnet, infolge der Muskelerschlaffung. Neuerdings berichtet über die Abwesenheit „of changing from aerial to aquatic buccopharyngeal respiration“ auch J. W. Wilder (205).

In der Norm, wenn möglichst jede äußere Beeinflussung ferngehalten wird, ist der Atemrhythmus von *Spelerpes* periodisch (s. p. 780). Bei verhältnismäßig ruhigem Verhalten sieht man einen fast ununterbrochenen Rhythmus (etwa 100—160 in 1 Minute). Bei Beunruhigung, insbesondere auch bei anscheinend spontanen Körperbewegungen steigt seine Frequenz bis auf 300 in 1 Minute. — Zugleich mit der Frequenz werden auch deutliche periodische Aenderungen in der Höhe der Exkursionen verzeichnet. (S. darüber ausführlicher p. 775.) Ueber das Verhalten bei Erstickung und während der Erholung aus der Asphyxie s. p. 775, ausführlich bei Babák (15).

Ueber die Larven von *Desmognathus fusca* gibt J. W. Wilder an, daß größere nur in seichtem Wasser sich aufhalten, sogar teilweise außerhalb des Wassers, nur so, daß die Kiemen untergetaucht wären; mehr als 1 cm Tiefe sollen sie in der Gefangenschaft nur mit Unbehagen vertragen, bei 3—4 cm machen sie schon angestrengte Versuche, zu entschlüpfen; es fehlt ihnen eben das hydrostatische Organ. Die Eier sollen nur in den ersten 8—10 Tagen im Wasser sich ohne Schaden entwickeln, später sterben sie ab.

Nach Cope (54) kommen bei *Plethodon cinereus* die äußeren Kiemen nur ganz vorübergehend vor, in Beziehung zu der Lebensweise des Tieres (am Lande).

3. Amblystomatinae.

Ueber die Entwicklung der Atembewegungen bei den Larven s. p. 782. — Die Ausbildung der äußeren Kiemen (s. auch Winterstein) würde eine eingehende Erforschung verdienen (zugleich auch die Beziehung derselben zu der Lungenatmung, s. daselbst). Wir haben bei kleinen *Amblystoma*-Larven durch wochenlangen Aufent-

halt in Wasser, das mit einem Gasgemisch von geringem Sauerstoffpartiardruck ventiliert wurde, keine augenfällige Vergrößerung der Kiemen sicherstellen können; demgegenüber wurden bei in tiefem Wasser aufgezogenen jungen Larven auffällig vergrößerte Kiemen erzielt, die sich jedoch nach einiger Zeit wieder verkleinerten. Auch bei größeren Tieren werden ähnliche Aenderungen der Kiemenentwicklung ohne augenfällige Veranlassung beobachtet. Diese Verhältnisse, sowie auch der Uebergang zum Landleben und zu den damit verbundenen Atemmechanismen erfordern eine gesonderte Bearbeitung (s. darüber einiges bei HAY nach POWERS, 155; SHUFELDT, 177; WINTREBERT, 211—213; über die experimentell erzielte Verwandlung von *Amblystoma mexicanum* [*tigrinum* COPE], welches sonst in Europa nicht metamorphosiert, s. LAUFBERGER, 122 und BABÁK, 18). — POWERS (155) berichtet, daß die Larven durch die Nasenlöcher Wasser einziehen, doch wird (BABÁK und KÜHNOVÁ, 19) der Hauptsache nach das Atemwasser durch den Mund aufgenommen. — Bei einigen *Amblystoma*-Larven scheinen die Lungen wenig entwickelt zu sein (s. lungenlose Salamandriden). Es wäre interessant, vergleichende Untersuchungen über die Atemmechanismen bei den verschiedenen Arten anzustellen. — S. auch ORR, 146; SNOW, 181; d. Handb. p. 190, 194.

HARO (93) hielt dafür, daß bei den Axolotln die Inspiration durch Kompression der Luft in der Mundhöhle unmöglich ist, da zwar die Spalten zwischen den Kiemenbogen durch Eingreifen ihrer Zähnchen ineinander verschlossen werden, aber zwischen dem ersten Bogen und dem Unterkiefer eine Spalte bestehen bleibt, deren Verschluß durch eine Hautfalte sehr locker ist.

Die umgewandelten Tiere sollen „Gaumenatmung" aufweisen, ähnlich wie andere Salamandriden (= Kehloscillationen), s. POWERS.

Ueber den schlafartigen Zustand, der bei *Amblystoma*-Larven insbesondere in den ersten Nachmittagsstunden beobachtet wird, in welchem fast keine Atembewegungen auftreten und auch reflektorisch schwer auslösbar sind, s. BABÁK und KÜHNOVÁ (19, p. 465).

C. Anura.

Ueber die Lungenfüllung bemerkt PAGENSTECHER (148), daß die *Alytes*-Larven schon innerhalb der Eier Gasbläschen in den Lungen aufweisen, so daß es sich da um eine Gassekretion handeln würde. Dies gilt aber, wie wir gesehen haben, sicher nicht von den *Rana*-Larven (s. weiter unten). Sonst sollen die Quappen nach PAGENSTECHER sofort nach dem Ausschlüpfen Luft schöpfen, insbesondere die Anurenlarven. — Ueber die von HERMANN (100) ausgesprochene Meinung, daß die jungen Anurenlarven ihre Lungen zuerst durch Sekretion mit Luft füllen, haben wir schon p. 711 berichtet, ebenso über SCHULZEs Bemerkung, daß der Mechanismus der Lungenfüllung in der ersten Zeit nicht erforscht wurde (s. auch BATAILLON daselbst p. 712). Sonst findet man aber größtenteils die Ansicht verbreitet (s. auch bei ZIEGLER, 217, usw.), daß erst verhältnismäßig spät, ja nach einigen sogar erst vor der Metamorphose eine Lungenventilation ausgeführt wird. Wir können da vollständig PAGENSTECHERs Angabe bestätigen, daß die Larven von *Rana* sehr bald nach dem Ausschlüpfen Luft schöpfen, wahrscheinlich noch während der letzten Zeit des Bestehens der äußeren Kiemen (*Rana fusca*). Nach dem Verluste der äußeren Kiemen wird hier das Luftschöpfen ganz auffällig, und es ist uns sehr schwer gelungen, nach Verhinderung der Luftatmung auch bei guter Erneuerung des Wassers Kaulquappen am Leben zu erhalten (s. auch schon bei EDWARDS, 72). PARKER (151) gibt an, daß die Larven von *Rana temporaria* (20 mm) ohne Luftatmung sehr rasch absterben, daß aber frühe Behinderung der letzteren leichter gelingt; es soll dann die Entwicklung im ganzen normal vor sich gehen, aber die vorderen Extremitäten sollen schwieriger frei werden; bisweilen sind an beiden Seiten spaltartige Spirakel vor-

handen, und es haben sich sogar Fröschchen mit zur Hälfte reduziertem Schwanze entwickelt, welche noch Kiemen besaßen und ähnlich wie die Kaulquappen vermittels des Mundes Wasser aufnahmen.

Babák (7) hat bei *Bufo* und *Rana* (*esculenta*, *fusca*) solche geschwänzte kiemenatmende Frösche nach Exstirpation gewisser Gehirnteile erhalten, besonders wenn einige Tage vor dem nach äußeren Merkmalen leicht bestimmbaren Hervorbrechen der Vorderextremitäten die proximalen Gehirnabschnitte (nicht das Vorderhirn allein) entfernt worden waren. Es schien ihm, daß das Gehirn vermittels der Zirkulations- und Gaswechselverhältnisse (s. auch Bataillon, 24) Einfluß auf die morphogenetischen Vorgänge der Metamorphose ausübt. Die weitere Bearbeitung des Problems wurde noch nicht durchgeführt, aber seitdem ist die Frage durch Gudernatschs (91) Versuche in ein neues Stadium getreten: dieser Autor sah die Metamorphose nach Fütterung der Kaulquappen mit Thyreoidea ungemein beschleunigt, nach solcher mit Thymus sehr verlangsamt eintreten, ja, verhindert werden. Laufbergers (122) ähnliche unter Babáks Leitung ausgeführte Untersuchungen an Axolotln sprechen dafür, daß es sich um Beziehungen der inneren Sekretion der Thyreoidea zur Metamorphose handelt, wobei die Thymus gewissermaßen antagonistisch einwirkt; es scheint uns nun, daß es sich bei den erwähnten Wirkungen der Gehirnoperationen auf die Metamorphose um den Anteil der Hypophyse handelt, die bei höheren Wirbeltieren bemerkenswerte Beziehungen zur Tätigkeit der Thyreoidea und der Parathyreoidkörperchen aufweist. Es würde also die Metamorphose der Kiemen (und des Schwanzes usw.) durch innere Sekretion geregelt. Auf diese Weise ließe sich vielleicht auch die verschieden lange Dauer des Larvenlebens und das Hinausschieben der Metamorphose in der Natur erklären (eventuell die Neotenie, s. p. 801, vielleicht sogar das Entstehen der Perennibranchiaten, sofern es sich da nicht um phylogenetisch primäre, sondern sekundäre — durch Anpassung terrestrischer Formen — entstandene Organismen handelt; s. z. B. Pflügers interessante Beobachtungen an der Knoblauchkröte, 154). Auf der anderen Seite aber könnte man auf dieser Basis auch die Erforschung der Faktoren einer beschleunigten Metamorphose z. B. bei *Hylodes martinicensis* usw. in Angriff nehmen (Babák, 18).

Bei *Xenopus*-Larven sollen nur äußere Kiemen vorkommen (s. bei Gadow, 79).

Die verschiedenartigen Fälle von Brutpflege bei den Fröschen besitzen oft zugleich Beziehung zu dem Atemgeschäfte der Embryonen: so z. B. erinnert das Schaumnest von *Phyllomedusa Sauvagii* (*Jheringi* u. a.) an die ähnlichen Einrichtungen der Fische (s. p. 666); ins Wasser gefallen sterben die geschwänzten Larven wohl infolge Atmungshemmung ab (s. bei Goeldi, 86); ähnliches führt für *Polypedates reinwardtii* (javanischen Flugfrosch) Siedlecki (179) an (nach Ausschlüpfen der Jungen soll der Schleim der Luftblasen verdünnt werden und unter der eingetrockneten Oberfläche des Nestes kommt eine Anhäufung von Flüssigkeit mit einer Luftblase zustande, die als „Atemkammer“ dient). Die abgekürzte Entwicklung bringt oft mit sich, daß keine inneren Kiemen entwickelt werden und daß ausschließlich die Hautatmung in Betracht kommt (so z. B. bei der auf feuchtem Boden sich rasch entwickelnden *Arthroleptis seychellensis*, Brauer, 38).

Bei den Kiemenglocken von *Nototrema oviferum* Gthr. (*Notodelphys ovifera* Weinl.), deren Larven in der Rückenhaut der Mutter leben, verlaufen nach Weinland (196) die ganze Länge der schlauchartigen Stiele entlang breite Streifen quergestreifter Muskelbündel; Weinland meint, daß die Larve in dem Brutsacke oder schon frei im Wasser schwimmend die Kiemenumbrellen nach Belieben bewegen und einziehen kann. Clemens (53) glaubt, daß diese Organe z. B. bei Ortsveränderung der Mutter gänzlich eingezogen werden, während durch geringere Kontraktionen und Erschlaffungen der Muskeln der Wasserwechsel gefördert werden könnte. (Nebst respiratorischer Tätigkeit kommt diesen Gebilden, wenigstens während des Lebens am

Muttertiere, auch nutritorische Bedeutung zu.) Bei den Embryonen von *Pipa americana* haben die von PETERS und SARASINS gemachten Untersuchungen die alten Berichte über die hauptsächlich durch den mächtig ausgebildeten Schwanz besorgte Atmung gestützt; endlich führen wir GUPPYS (92) Angabe über die respiratorische Tätigkeit der Falten der Abdominalhaut bei *Rana opisthodon* an. S. auch CORTI (55).

Betreffs des Lungenatemmechanismus hat PAGENSTECHER bezüglich *Pipa* bemerkt, daß hier wahrscheinlich für die Inspiration (bei „befestigten" Lungen) die Aenderungen in der Stellung des Schultergürtels von Belang sein könnten; MILNE EDWARDS (136) erwähnt zwar die abweichende Beschaffenheit der Muskulatur der Bauchwände, bezweifelt aber, daß hier irgendein an das Zwerchfell erinnernder Mechanismus vorliege; die Insertion gewisser Muskelzüge vom Becken an den distalen Partien der Lungensäcke könnte eine schwache Einsaugung ermöglichen. GADOW referiert nach einer neueren (1895) Arbeit BEDDARDS (26) über „much more complicated diaphragm" (als bei den übrigen Anuren) bei *Pipa* und *Xenopus*, zugleich sollen die Lungen mächtiger entwickelt sein.

Ueber die Unterschiede des Atemrhythmus bei den Anuren und Urodelen s. BABÁK (16, Vergleich zwischen *Rana fusca* oder *Rana esculenta* und *Salamandra maculosa* oder den Tritonen). Es scheint der Atemrhythmus der Anuren regelmäßiger zu sein und dem Lungenatemzentrum eine höhere funktionelle Ausbildung zuzukommen. Aber allgemeine Schlüsse lassen sich bisher nicht formulieren, da z. B. *Bufo* (*viridis*) in mancher Hinsicht an *Salamandra* und *Triton* erinnert; außerdem bestehen auch deutliche Unterschiede sogar zwischen im Grunde ähnliche Verhältnisse der Atembewegungen aufweisenden Anuren, z. B. zwischen *Rana* und *Hyla*. Es ist wahrscheinlich, daß man bei sorgfältiger Untersuchung sogar bei *Rana* bemerkenswerte Unterschiede auffinden wird, wenn man erwägt, daß der Lungengaswechsel von *Rana fusca* und *Rana esculenta* auch in der gleichen Jahreszeit sehr verschieden ausgiebig ist.

Eigentümliche Verhältnisse haben wir neuerdings bei *Xenopus* gesehen, über die wir bald mehr berichten werden.

Daß die Frösche auch in der Natur ohne Lungenatmung lange — insbesondere im Winter — aushalten können, und zwar nicht nur im Winterschlafe, sondern auch im wachen Zustande, darüber sind insbesondere auch die neueren Angaben anzuführen von LEVY (124), OTTO (147, die Grasfrösche unter dem Eise schwimmend beobachtet haben), WESTHOFF (198), BOULENGER (der letztere hat an WOLTERSTORFF (215) geschrieben, daß er Tausende von Grasfröschen unter dem Eise sehr lebhaft, „auf der Suche nach Sauerstoff" schwimmen sah). Ueber SPALLANZANI, EDWARDS usw., insbesondere auch über Folgen der Lungenexstirpation usw. s. p. 196 bei WINTERSTEIN.

Literatur.

Amphibien.

1. **Agar, W. E.**, *The nesting habits of the tree-frog Phyllomedusa Sauvagii. Proc. Zool. Soc. London, Vol. 4 (1909), p. 893.*
2. **Amerling, K.**, *Ueber die Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel und gegen Wärmelähmung während der Ontogenese des Frosches. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 363.*
3. **Aronson, H.**, *Ueber Apnoë bei Kaltblütern und neugeborenen Säugetieren. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1885, p. 267.*
4. **Aubert, H.**, *Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureausscheidung und die Lebenstätigkeit der Frösche in sauerstoffloser Luft. Pflügers Arch., Bd. 26 (1881), p. 303.*

5. ***Aubert, H.***, *Ueber das Verhalten der in sauerstofffreier Luft paralysierten Frösche. Ebenda, Bd. 27 (1882), p. 570.*
6. ***Axenfeld, D.***, *Die Bedeutung der Nasenschleimhaut für den Respirationsakt der Amphibien. Ctbl. f. Physiol., Bd. 25 (1911), p. 329.*
7. ***Babák, E.***, *Ueber die Beziehung des zentralen Nervensystems zu den Gestaltungsvorgängen der Metamorphose des Frosches. Pflügers Arch., Bd. 109 (1905), p. 78.*
8. — *Ueber die funktionelle Anpassung der äußeren Kiemen beim Sauerstoffmangel. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1907).*
9. — *Ueber die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren und seine automatische Tätigkeit. Pflügers Arch., Bd. 127 (1909), p. 502.*
10. — *Ueber die Oberflächenentwicklung bei Organismen und ihre Anpassungsfähigkeit. Biol. Ctbl., Bd. 30 (1910), p. 231.*
11. — *Zur ontogenetischen Betrachtungsweise in der Physiologie. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org., Bd. 30 (1910), p. 248.*
12. — *Ueber den Nachweis einer wahren (Sauerstoffmangel-)Dyspnoë beim Frosche. Folia Neurobiol., 1911, p. 539.*
13. — *Ueber die Temperaturempfindlichkeit der Amphibien. Zugleich ein Beitrag zur Energetik des Nervengeschehens. Ztschr. f. Sinnesphysiol., Bd. 47 (1912), p. 34.*
14. — *Ueber den Farbensinn des Frosches vermittels Atemreaktionen untersucht. Ebenda, 1913, p. 331.*
15. — *Neue Untersuchungen über die Atembewegungen der Urodelen, mit besonderer Berücksichtigung der lungenlosen Salamandriden. Pflügers Arch., Bd. 153 (1913), p. 441.*
16. — *Ueber die Kehl- und Lungenatembewegungen der Amphibien und ihre Regulation. Ebenda, Bd. 154 (1913), p. 66.*
17. — *Zur Atemzentrentätigkeit der Amphibien. Folia Neurobiol., Bd. 7 (1913), Ergz.-Heft p. 175.*
18. — *Einige Gedanken über die Beziehung der Metamorphose bei den Amphibien zur inneren Sekretion. Ctbl. f. Physiol., Bd. 27 (1913), p. 536.*
19. — *und* ***Kühnová, M.***, *Ueber den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegungen bei den Urodelen. Pflügers Arch., Bd. 130 (1909), p. 444.*
20. ***Baglioni, S.***, *Der Atemmechanismus des Frosches. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1900, Suppl.-Bd., p. 33.*
20a. — *Contributo alla fisiologia sperimentale dei movimenti riflessi; specificità qualitativa degli stimoli e specificità qualitativa dei riflessi. Arch. di Fisiol., Vol. 1 (1904), p. 575.*
20b. — *Zur Analyse der Reflexfunktion, Wiesbaden 1907.*
21. — *Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Wirbeltiere. Ergeb. d. Physiol., Bd. 11 (1911), p. 526.*
22. ***Barrows, A. J.***, *Respiration of Desmognathus. Anat. Anz., Bd. 18 (1900), p. 461.*
23. ***Bataillon, E.***, *Recherches expérimentales sur la métamorphose des anoures. Trav. du Lab. de Physiol. gén. et comp. de l'Univ. de Lyon, T. 1 (1888/9), p. 66.*
24. — *Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des amphibiens anoures. Ann. de l'Univ. de Lyon, T. 2 (1891), p. 1.*
25. ***Bavay, A.***, *Note sur l'Hylodes martinicensis et ses métamorphoses. Compt. rend. Acad. Sc., T. 76 (1873), p. 1340.*
26. ***Beddard, F. E.***, *Notes upon the tadpole of Xenopus laevis (Dactylethra capensis). Proc. Zool. Soc. London, 1894, p. 101. (Neap. Jahrb., 1894, p. 222; Zool. Ctbl., Bd. 2 (1895), p. 92.)*
27. ***Bernard, Claude***, *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux, T. 1, p. 389; T. 2, p. 395.*
28. ***Bert, P.***, *Des mouvements respiratoires chez les batraciens et les reptiles. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 6 (1869), p. 111.*
29. — *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870, p. 276.*
30. ***Berti, A.*** *et* ***Marzemin, M.***, *Sulla meccanica respiratoria et sulla eliminazione di* CO_2 *nelle rane vagotomizzate sotto l'origine del laringeo superiore. Arch. di Fisiol., Vol. 8 (1910), p. 389.*
31. — *et* ***Roncato, A.***, *Ulteriori studi sugli effetti della vagotomia nelle rane. Alcune osservazioni istologiche sui fegati. Ebenda, p. 383.*
32. ***Bethe, A.***, *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903, p. 393.*
33. ***Bethge, E.***, *Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculosa, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63 (1898), p. 680.*
34. ***Bidder***, *Die Endigungsweise der Herzzweige des Nervus vagus beim Frosche. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1868.*

35. **Biedermann, W.**, *Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Pflügers Arch., Bd. 51 (1892), p. 479.*
36. **Boas, J. E.**, *Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 7 (1882), p. 488.*
37. **Bohn, G.**, *Sur la locomotion des larves d'amphibiens. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 639.*
38. **Brauer, A.**, *Ein neuer Fall von Brutpflege bei Fröschen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 12 (1899).*
39. **Brémond**, *Expériences sur la respiration. Hist. de l'Acad. Roy. des Sc., 1739, p. 174. — Mém. de l'Acad. d. Sc., 1739, p. 333 (zit.).*
40. **Broussais**, *Traité de physiologie pathologique, T. 2 in Longet, Traité de physiologie, Paris 1868, p. 805.*
41. **Brunner, H. L.**, *Ein neuer Muskelapparat zum Schließen und Oeffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. (Vorl. Mitteil.). Anat. Anz., Bd. 12 (1896), p. 272. — Arch. f. Anat. u. Entw., 1896, p. 395.*
42. — *On the heart of lungless Salamandridae. Anat. Anz., Bd. 15 (1899), p. 435.*
43. — *Description of new facial muscles in Anura with new observations on the nasal muscles of Salamandridae. Anat. Anz., Bd. 15 (1899), p. 411.*
44. — *The smooth facial muscles of Anura and Salamandrinae. Morph. Jahrb., Bd. 29 (1901).*
45. **Burdon-Sanderson**, *Handbook for the physiological laboratory, London 1873, p. 288.*
46. **Burkart, R.**, *Studien über die automatische Tätigkeit des Atemzentrums und über die Beziehung desselben zum Nervus vagus und anderen Atemnerven. Pflügers Arch., Bd. 16 (1878), p. 439.*
47. **Camerano, L.**, *Ricerche intorno alla vita branchiale degli anfibi. Zool. Anz., Bd. 6 (1883), p. 685.*
48. — *Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, Vol. 9 (1894). — Atti R. Ac. Sc. Torino, Vol. 29 (1894).*
49. — *Recherches anatomo-physiologiques sur les salamandrides normalement privées de poumons. Arch. Ital. de Biol., T. 21 (1894), p. 387.*
50. — *Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Anat. Anz., Bd. 9 (1894), p. 676.*
51. — *Nuove ricerche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni e intorno alla respirazione negli Anfibi urodeli. Ebenda, Bd. 12 (1896), p. 114.*
52. **v. Chauvin, M.**, *Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 29 (1877).*
53. **Clemens, P.**, *Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Bd. 1, Heft 5 (1895), p. 53.*
54. **Cope, E.**, *The retrograde metamorphosis of Siren. Amer. Natur., Vol. 19 (1885), p. 1226 (s. Gadow, 79, p. 136).*
55. **Corti, B.**, *La respirazione cutanea nei girini delle rane; alcune esperienze, Come 1891, p. 11 (Bibl.).*
56. **Couvreur, E.**, *Contribution à l'étude physiologique du pneumogastrique chez les vertébrés inférieurs. Compt. rend. Soc. Biol., 1888.*
57. — *Sur la respiration pulmonale et cutanée chez la grenouille. Ann. Soc. Linn. Lyon, 1895.*
58. — *Sur le coassement de la grenouille. Ebenda, 1892.*
59. — *L'innervation du larynx chez les vertébrés inférieurs. Ebenda, 1898.*
60. — *Nouvelles recherches sur la respiration pulmonale chez les batraciens. Ebenda.*
61. — *Essai de transformation de la respiration aérienne en respiration aquatique chez le lézard et la grenouille. Ebenda.*
62. — *Action de CO_2 sur les centres respiratoires de la grenouille. Compt. rend. Soc. Biol., T. 54 (1902), p. 518.*
63. — *Contribution à l'étude de la respiration aérienne (pulm. et cut.) chez les batraciens anoures à l'âge adulte. Journ. de Physiol. et Pathol. génér., T. 11 (1909), p. 561.*
64. — et **Gautier, Cl.**, *Sur la polypnée thermique chez les poikilothermes. Compt. rend. Soc. Biol., T. 56 (1904), p. 434.*
65. — — *Sur la polypnée des poikilothermes. Réponse à M. Langlois. Ebenda, T. 57 (1905), p. 128.*
66. — — *Sur la polypnée des poikilothermes. Ann. Soc. Linn. Lyon, 1905, p. 2.*
67. **Danilewski, B.**, *Ueber die Hemmungen der Reflex- und Willkürbewegungen. Beiträge zur Lehre vom tierischen Hypnotismus. Pflügers Arch., Bd. 24 (1881), p. 501.*
68. — *Recherches sur la dyspnée provoquée chez les grenouilles, Paris 1890 (Bibl.).*

69. **Dehaut, G.**, *Note sur l'Euproctus montanus, urodèle apneumone caractéristique de la faune corse. Compt. rend. Soc. Biol., T. 61 (1909), p. 413.*
70. **Dýšek, V.**, *O vztahu oddílů mozkových k dýchání obojživelníků. (Ueber die Beziehung der einzelnen Gehirnabschnitte zur Atmung der Amphibien.) Biologické Listy, Bd. 1 (1912), p. 145.*
71. **Eckhard, C.**, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie. 4. Beiträge zur Geschichte der Experimentalphysiologie des Nervensystems. Geschichte der Experimentalphysiologie des Froschhirns, Bd. 10 (1883), p. 128.*
72. **Edwards**, *Ref. über die Asphyxie der Batrachier (Ann. de Chim. et Phys., T. 5, p. 356) in Deutsch. Arch. f. Physiol., Bd. 3 (1817), p. 610.*
73. **Ellis, J.**, *An account of an amphibious bipes. Phil. Transact., p. 561 (nach Clemens, 53).*
74. **Emery, H.**, *Notes physiologiques. Ann. de Sc. nat., Zool., (5), T. 12 (1869), p. 311.*
75. **Ficalbi, E.**, *Osservazioni sulla respirazione degli anfibi anuri, Messina 1896. (Nach Baglioni, 21.)*
76. **Fischer, J. G.**, *Anatomische Abhandlung über Perennibranchiaten und Derotremen, Hamburg 1864.*
77. **Flourens**, *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. 2. éd., 1842, Paris, T. 172, p. 412. — Compt. rend. Accad. Sc., T. 54 (1862), p. 315.*
78. **François-Franck, Ch. A.**, *Études de mécanique respiratoire comparée. Les mouvements et pressions respiratoires des batraciens. I. Étude générale de la question. Données de technique graphique et chronophotographique. Compt. rend. Soc. Biol., T. 60 (1908), p. 663.*
79. **Gadow, H.**, *Amphibia and Reptiles. Cambr. Nat. Hist., Vol. 8 (1901).*
80. **Gage S. H.**, *and* **Gage, S. P.**, *Changes in the ciliated areas of the alimentary canal of the amphibia during development and the relation to the mode of respiration. Proc. of the Am. Assoc. f. the Adv. of Sc., Vol. 39 (1890).*
81. **Gaupp, E.**, *Zur Lehre von dem Atemmechanismus beim Frosche. Arch. f. Anat. (u. Physiol.), 1896, p. 239.*
82. — *Beiträge zur Morphologie des Schädels. 2. Das Hyobranchialskelett der Anuren und seine Umwandlung. Morph. Arb. Schwalbe, Bd. 3, p. 3.*
83. — *Anatomie des Frosches 3. 1. Mechanismus der Atmung, p. 200.*
84. **Giglio-Tos, E.**, *Sull' omologia tra il diaframma degli anfibi anuri e quello dei mammiferi. Atti R. Ac. Sc. Torino, Vol. 29 (Bibl.).*
85. **Godlewski, E. jun.**, *Die Einwirkung des Sauerstoffs auf die Entwicklung von Rana temporaria und Versuch der quantitativen Bestimmung des Gaswechsels in den ersten Entwicklungsstadien. Arch. d. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 11 (1901).*
86. **Goeldi, E. A.**, *Contribution to the knowledge of the breeding-habits of some tree-frogs (Hylidae) of the Serra dos Orgãos, Rio de Janeiro.-Brazil. Proc. Zool. Soc. London, 1895, p. 89. (Zool. Ctbl., Bd. 2 (1895), p. 617.)*
87. **Goggio, E.**, *Sulla respirazione buccofaringea nello Spelerpes fuscus et nella Salamandrina perspicillata. Atti Soc. Tosc. Sc. nat., T. 13 (1903), p. 100. (Neap. Jahrb.)*
88. **Goltz** *in Ctbl. f. med. Wiss., 1864, p. 626, 690.*
89. **Göppert, E.**, *Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien I. Morph. Jahrb., Bd. 26 (1898), p. 282.*
90. **Graham Brown, T.**, *Die Atembewegungen des Frosches und ihre Beeinflussung durch die nervösen Zentren und durch das Labyrinth. Pflügers Arch., Bd. 130 (1909), p. 193.*
91. **Gudernatsch, J. F.**, *Feeding experiments on tadpoles. The influence of specific organs given as food on growth and differentiation. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen Bd. 35 (1913), p. 457.*
92. **Guppy** *nach* **Boulenger, G. A.**, *On the reptiles and batraciens of the Salomon Islands. Transact. Zool. Soc., 1886, p. 51.*
93. **Haro**, *Mémoire sur la respiration des grenouilles, des salamandres et des tortues. Ann. d. Sc. nat. (2) Zool., T. 18 (1842), p. 36.*
94. **Heinemann, C.**, *Ueber den Respirationsmechanismus der Rana esculenta und die Störung desselben nach Durchschneidung der Nn. vagi. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. 21 (1861), p. 22.*
95. — *Ueber nicht der Lungenrespiration dienende „sogenannte oscillatorische" Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Pflügers Arch., Bd. 34 (1884), p. 275.*

96. ***Hepner, J.***, *K otázce krevní regulace dýchacích ústředí u obojživelníků. (Zur Frage der Blutregulation der Atemzentren der Amphibien.) Biologické Listy, Bd. 2 (1913).*

97. ***Herhold, T.*** et ***Rafn,*** *Rapport de G. Cuvier sur leur mémoire relatif au mécanisme de la respiration des grenouilles. Bull. Soc. Phil., T. 2, p. 42 (nach P. Bert, 29).*

98. ***Herlitzka, A.***, *Sui liquidi atti a conservare la funzione dei tessuti sopravviventi. 1. La sopravvivenza del sistema nervoso nelle rane. Arch. di Fisiol., Vol. 6 (1909), p. 369.*

99. — *Idem. 3. Azione di alcuni solventi dei lipoidi etc. Ebenda, Vol. 8 (1910), p. 537 (s. Viale).*

100. ***Hermann, L.***, *Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Froschlarven im galvanischen Strome. Pflügers Arch., Bd. 39 (1886), p. 419.*

101. ***Hill, M. D.***, *Respiration in frogs. Nature, Bd. 69 (1904), p. 489.*

102. ***Hoeven, J. van der***, *Fragments zoologiques sur les batraciens. Mémoires de la Soc. du Mus. d. Hist. nat. Strasb., T. 3 (1840) (nach Clemens, 53).*

103. ***Hoffmann, C. K.***, *in Bronns Kl. u. Ord. d. Tierreichs, Bd. 6 Tl. 2 (1873), p. 529.*

104. ***Holl, M.***, *Zur Anatomie der Mundhöhle von Rana temporaria. Sitz.-ber. d. Wien. Akad. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 95, 3. Abt. (1887), p. 47.*

105. ***Holmes, S. J.***, *The biology of the frog, New York 1906, p. 165.*

106. ***Hopkins G. S.*** *in Amer. Natur., Vol. 30 (1886), p. 829 (nach Gadow, 79).*

107. ***Jacobson***, *Quaestiones de vi nervorum vagorum etc. Diss. Halis, 1841 (nach Heinemann, 94).*

108. ***Keith, A.***, *Respiration in frogs. Nature, Vol. 69 (1904), p. 511.*

109. ***Klug***, *Ueber die Beschleunigungsnerven des Froschherzens. Ctbl. f. med. Wiss., 1881 (nach Soprana, 183).*

110. ***Knoll, P.***, *Beiträge zur Lehre von der Atmungsinnervation. 8. Mitteil. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Bd. 96 (1887), p. 92.*

111. ***Kowalewsky, N.***, *und* ***Arnstein, C.***, *Bericht über die physiologischen und histologischen Mitteilungen, die auf der 4. Versammlung russischer Aerzte und Naturforscher zu Kasan gemacht wurden. Pflügers Arch., Bd. 8 (1874), p. 602.*

112. ***Königstein, H.***, *Die Funktion der Muskulatur in der Amphibienlunge. 1. Pflügers Arch., Bd. 95 (1903), p. 616.*

113. ***Kropeit, A.***, *Die Kohlensäure als Atemreiz. Pflügers Arch., Bd. 73 (1898), p. 438.*

114. ***Lange, M.***, *Die Atmung des Frosches in ihrer Beziehung zu den Ernährungsverhältnissen der Medulla oblongata. Inaug.-Diss. Königsberg, 1882 (nach Eckhard, 71).*

115. ***Langendorff, O.***, *Studien über die Innervation der Atembewegungen. 3. Mitteil. Ueber periodische Atmung bei Fröschen. Arch. f. Physiol., 1881, p. 241.*

116. — *Idem. 4. Mitteil. Periodische Atmung nach Muscarin- und Digitalisvergiftung. Ebenda, p. 331.*

117. — *Idem. 8. Mitteil. Die Automatie des Atemzentrums. Ebenda, 1887, p. 285.*

118. — *Idem. 12. Mitteil. Die Exspirationsbewegungen der Frösche. Ebenda, 1888, p. 304.*

119. — *Kleine Mitteilungen zur Atmungslehre. 4. Mitteil. Die Ausatmungsbewegungen des Frosches. Ebenda, 1891, p. 496.*

120. ***Lapicque, L.*** et ***Petetin, J.***, *Sur la respiration d'un urodèle sans poumons, Euproctus montanus. Compt. rend. Soc. Biol., Vol. 2 (1910), p. 84.*

121. ***Laudenbach, J.***, *Zur Otolithenfrage. Pflügers Arch., Bd. 77 (1899), p. 313.*

122. ***Laufberger, V.***, *O vzbuzení metamorfosy axolotlů krmením žlazou štítnou. (Ueber die Erweckung der Metamorphose bei den Axolotln durch Thyreoideaverfütterung.) Biologické Listy, Bd. 2 (1913).*

123. ***Legallois***, *Expériences sur le principe de la vie, Paris 1812, p. 37, 303.*

124. ***Levy, M.***, *Das Leben der Frösche unter dem Wasser. Zool. Garten, Bd. 41 (1900), p. 178.*

125. ***Lönnberg, E.***, *Notes on tailed batrachians without lungs. Zool. Anz., Bd. 19 (1896), p. 33.*

126. — *Salamanders with and without lungs. Ebenda, Bd. 22 (1899), p. 545.*

127. ***Marcacci, A.***, *L'asphyxie chez les animaux à sang froid. Arch. Ital. de Biol., T. 21 (1894), p. 1.*

128. — *Les rapports des organes de la respiration et de la natation chez les pulmonés aquatiques. Ebenda, T. 22 (1895), p. 196.*

129. ***Martin, H. Newell***, *The normal respiratory movements of the frog and the influence, upon its respiratory centre of stimulation of the optic lobes. Journ. of Physiol. Vol. 1 (1878), p. 9.*

130. **Martin Saint-Ange, J. G.**, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des batraciens. Ann. d. Sc. nat., (1) T. 24 (1831), p. 382.*
131. **Martius**, *Ueber die Wirkung blutverdünnender Transfusion bei Fröschen. Arch. f. Physiol., 1883, p. 257.*
132. **Maurer, F.**, *Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. 14 (1888), p. 33.*
133. — *Blutgefäße im Epithel. Ebenda, Bd. 25 (1898), p. 190.*
134. — *Die Vaskularisierung der Epithelien bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. Ebenda, Bd. 26 (1898), p. 330.*
135. **Mayer, S.**, *Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbesondere bei Amphibienlarven. Anat. Anz., Bd. 14 (1898), p. 69.*
136. **Milne-Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2 (1857), p. 386.*
137. **Mochi, A.**, *Sulla respirazione della rana con speciale riguardo della sua innervazione centrale, Siena 1908.*
138. — *Sur la respration de la gr enouille, spécialement au point de vue de son innervation centrale. Arch. Ital. de Biol., T. 53 (1908), p. 472.*
139. — *Sulla innervazione centrale della respirazione nella rana. Atti della R. Ac. dei Fisiocr. in Siena, 1909.*
140. — *Die plethysmographische Registrierung der Atmung des Frosches. Ztschr. f. biol. Techn. u. Meth., Bd. 2 (1911).*
141. — *Dispnea asfittica e dispnea riflessa nella rana. Fol. Neurobiol., Bd. 6 (1912), p. 769.*
142. **Muftic, E.**, *Die Lungenregeneration bei Salamandra maculosa und einigen anderen Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen, Bd. 25 (1908), p. 253.*
143. **Müller, J.**, *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen 2, Coblenz 1840, p. 76.*
144. **Nikolaides, R.**, *Die Atembewegungen der Amphibien und ihre Registrierung. Ctbl. f. Physiol., Bd. 22 (1908). p. 753.*
145. — *Untersuchungen über die Innervation der Atembewegungen der Amphibien. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1910, p. 197.*
146. **Orr, H.**, *Note on the development of Amphibians, chiefly concerning the central nervous system. Quart. Journ. micr. Sc., (2) Vol. 29, p. 295. (Neap. Jahrb., 1888.)*
147. **Otto, H.**, *Neue Beobachtungen über den Winterschlaf unserer Wasserfrösche. Zool. Beob., Frankfurt a. M., Bd. 48 (1907), p. 280.*
148. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin 1880.*
149. **Panizza**, *Sur la respiration chez les grenouilles, les salamandres et les tortues. Ann. Sc. nat., (3) Zool., T. 3 (1845), p. 230.*
150. **Pari, G. A.**, *Sul meccanismo e sul ritmo respiratorio delle rane normali et delle rane vagotomizzate. Arch. di Fisiol., Vol. 3 (1906), p. 283.*
151. **Parker, W. N.**, *Experiments on respiration in tadpoles of the common frog (Rana temporaria). Rep. of the 61 Meet. of the Brit. Ass. for the Adv. of Sc. Cardiff, 1891, p. 694.*
152. **Peters, W.**, *Ueber Cystignathus typhonius und Hylodes martinicensis. Monatsb. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin, 1876, p. 709.*
153. **Pflüger, E.**, *Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen. Pflügers Arch., Bd. 10 (1875), p. 316.*
154. — *Das Ueberwintern der Kaulquappen der Knoblauchkröte. Ein Beitrag zur Lehre von der Anpassung der Organismen an die äußeren Lebensbedingungen und zur Diagnose der Batrachierlarven. Ebenda, Bd. 31 (1883), p. 134.*
155. **Powers, J. H.**, *Morphological variation and its causes in Amblystoma tigrinum. Univ. Stud. Nebras. Linc., Vol. 7 (1908), p. 197. (Neap. Jahrb.)*
156. **Preyer, W.**, *Verlängerung der Embryonalzeit bei Wirbeltieren. Sitz.-ber. d. Jen. Ges. f. Math. u. Naturwiss., 1881, p. 20. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 15 (1882).*
157. **Ricciardelli, M.**, *Sulla respirazione buccofaringea e cutanea dello Spelerpes fuscus e della Salamandrina perspicillata. Sperimentale, Vol. 52 (1898), p. 153. Arch. Ital. de Biol., T. 31 (1898), p. 274.*
158. **Ritter, W. E.**, *Diemyctilus torosus Esch. The life history and habits of the Pacific coast newt. Proc. Calif. Ac. Sc., (3) Vol. 1, p. 73. (Neap. Jahrb., 1897.)*
159. — and **Miller, S.**, *A contribution to the life history of Autodax lugubris Hallow, a Californian Salamander. Amer. Natur., Vol. 33 (1899), p. 691. (Neap. Jahrb.)*
160. **Robertson Brailsford, T.**, *Sur la dynamique chimique du système nerveux central. Arch. internat. de Physiol., T. 6 (1908), p. 388.*

161. **Robertson Brailsford, T.**, *Ueber die Wirkung von Säure auf das Atemzentrum. Pflügers Arch., Bd. 145 (1912), p. 329.*
162. **Rolando**, *Cenni storici sulle differenti specie di eccitabilità e di eccitamento, Torino 1821, p. 228.*
163. **Rosenthal, J.**, *Studien über Atembewegungen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1864, p. 462.*
164. **Rosenthal, W.**, *Hat Verminderung des Luftdruckes einen Einfluß auf die Muskeln und das Nervensystem des Frosches? Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1896, p. 19.*
165. **Sampson, L. V.**, *A contribution to the embryology of Hylodes martinicensis. Amer. Journ. Anat., Vol. 3, p. 475. (Neap. Jahrb., 1904.)*
166. **Sarasin, P.** *und* **F.**, *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, Wiesbaden 1890, p. 2, 21, 33.*
167. **Schenk, S. L.**, *Ueber die Rotationen der Embryonen von Rana temporaria innerhalb der Eihülle. Pflügers Arch., Bd. 3 (1870), p. 89.*
168. **Schiff, M.**, *Lezione sul sistema nervoso encef., 2. ed., 1873, p. 318.*
169. — *Gesammelte Beiträge zur Physiologie, Bd. 1 (1894), p. 42.*
170. **Schipiloff**, *L'influence de la sensibilité générale sur quelques fonctions de l'organisme. Arch. d. Sc. phys. et nat., 1891.*
171. **Schoenichen, W.**, *Die Brutpflege bei den Amphibien und besonders bei dem japanischen Riesensalamander (Megalobatrachus maximus). Prometheus, Bd. 14 (1905).*
172. **Schrader, M. E. G.**, *Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflügers Arch., Bd. 41 (1887), p. 89.*
173. **Schreitmüller, W.**, *Mitteilung, die Wasseratmung der Urodelen betreffend. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 24 (1913), p. 327, 376.*
174. **Schulze, F. E.**, *Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. 2. Mitteil. Skelett, Muskulatur, Blutgefäße, Filtrationsapparat, respiratorische Anhänge und Atembewegungen erwachsener Larven von Pelobates fuscus. Abhandl. d. K. Akad. d. Wiss. Berlin, 1892, p. 1—66.*
175. **Seelye, A. B.**, *Circulatory and respiratory system of Desmognathus fusca. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist., Vol. 32 (1906). (Neap. Jahrb.)*
176. **Sherrington, C. S.**, *Note on the Cheyne-Stokes breathing in the frog. Journ. of Physiol., Vol. 12 (1891), p. 292.*
177. **Shufeldt, R. W.**, *Mexican Axolotl and its susceptibility to transformation. Science, Vol. 6 (1885), p. 263.*
178. **Siebert, G.**, *Die Respiration des Frosches im Verhältnis zur Zirkulation. Inaug.-Diss. Königsberg, 1880 (nach Langendorff, 115).*
179. **Siedlecki, M.**, *Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Ctbl., 1909, p. 713.*
180. **Siefert, E.**, *Ueber die Atmung der Reptilien und Vögel. Pflügers Arch., Bd. 64 (1896), p. 321.*
181. **Snow, F. H.**, *The mode of respiration of the common salamander (Amblystoma mavortium). Transact. Kansas Ac. Sc., Vol. 12 (1890). (Bibl.)*
182. **Sokolow, O.**, *und* **Luchsinger, B.**, *Zur Lehre von dem Cheyne-Stokesschen Phänomen. Pflügers Arch., Bd. 23 (1880), p. 283.*
183. **Soprana, F.**, *Del ritmo respiratorio nelle rane vagotomizzate. Atti del R. Ist. Ven. di Sc., Vol. 63 (1904).*
184. — *Action du vague sur la respiration interne. Arch. Ital. de Biol., T. 42 (1904), p. 125.*
185. — *Du rythme respiratoire chez les grenouilles vagotomisées. Ebenda, p. 139.*
186. **Spirò, P.**, *Ueber die Innervation der Atemritze beim Frosche. Pflügers Arch., 1874, p. 602 (nach Kowalewsky u. Arnstein, 111).*
187. **Steiner, J.**, *Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns, Braunschweig 1885.*
188. **Suchard, E.**, *Observations nouvelles sur la structure de la valvule de Brücke et sur son rôle dans la respiration buccopharyngeale de la grenouille. Compt. rend. Soc. Biol., T. 53 (1901), p. 1179.*
189. **Townson, R.**, *Observationes physiologicae de amphibiis. 1. De respiratione, Goettingae 1794.*
190. **Treviranus, G. R.**, *und* **S. G.**, *Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts, Bd. 1, Goettingae 1816.*
191. **Vaillant, L.**, *Mémoire pour servir à l'histoire anatomique de la sirène lacertine. Arch. Sc. nat., (4) Zool., T. 19 (1863), p. 340.*
192. **Vanýsek, F.**, *und* **Laufberger, V.**, *Vliv teploty na markosu a dušení obojživelníků. (Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Narkose und Erstickung der Amphibien.) Biologické Listy, Bd. 2 (1913), p. 140.*

193. **Viale, G.**, *Azione di alcuni solventi dei lipoidi su la sopravvivenza del sistema nervoso nelle rane. Arch. di Fisiol., Vol. 8 (1910), p. 536 (s. Herlitzka, 99).*
194. **Vogt, G.**, *Ueber die Respirationsbewegungen der Frösche in ihrer Abhängigkeit von der Medulla oblongata. Inaug.-Diss. Gießen, 1860, p. 12 (nach Eckhard, 71).*
194a. **Vulpian, A.**, *Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux, Paris 1866, p. 837.*
195. **Wedenskij, N.**, *Ueber die Atmung des Frosches (Rana temporaria). Pflügers Arch., Bd. 25 (1881), p. 129.*
196. **Weinland, D. F.**, *Ueber den Beutelfrosch. J. Müllers Arch., 1854, p. 457.*
197. **Weiss, O.**, *Die Erzeugung von Geräuschen und Tönen. Dies. Handb., Bd. 3 Tl. 1 (1912), p. 304.*
198. **Westhoff, F.**, *Das Ersticken der Frösche unter einer Eisdecke. 21. Jahr-ber. Westf. Prov.-Ver., 1893. (Bibl.)*
199. **Whipple, J. L.**, *The nasolabial grove of lungless Salamanders. Biol. Bull., Vol. 11 (1906).*
200. **Wiedersheim, R.**, *Ueber Neubildung von Kiemen bei Siren lacertina. Morph. Jahrb., Bd. 3 (1877), p. 630.*
201. **Wilder, H. H.**, *Lungenlose Salamandriden. Anat. Anz., Bd. 9 (1894), p. 216.*
202. — *Lungless Salamanders. Ebenda, Bd. 12 (1896), p. 182.*
203. — *The amphibians larynx. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 9 (1896).*
204. — *Die pharyngeo-ösophageale Lunge von Desmognathus. Amer. Natur., Vol. 35 (1901), p. 183. (Naturwiss. Rundschau, Bd. 16, p. 384. Neap. Jahrb.)*
205. **Wilder, J. W.**, *The life history of Desmognathus fusca. Biol. Bull., Vol. 24 (1913), p. 251.*
206. **Winterstein, H.**, *Ueber die Wirkung der Kohlensäure auf das Zentralnervensystem. Arch. f. Physiol., 1900, Suppl. p. 177.*
207. **Wintrebert, P.**, *Sur le déterminisme de la métamorphose chez les batraciens anoures. 4. Le fonctionnement variable des branchies et la théorie de l'asphyxie. Compt. rend. Soc. Biol., T. 59 (1907), p. 85.*
208. — *Idem. 5. L'ablation de la membrane operculaire et la sortie prématurée des pattes antérieures. Ebenda, p. 170.*
209. — *Idem. 6. La mise des larves hors de l'eau. Ebenda, p. 257.*
210. — *Idem. 8. La formation des „spiracula complémentaires". Ebenda, p. 439.*
211. — *Idem. 9. Sur l'adaptation au milieu. Ebenda, p. 521.*
212. — *Idem. 10. Une demi-métamorphose expérimentale. Bbenda, T. 60 (1908), p. 415.*
213. — *Idem. 11. Les caractères anatomiques du demi-amblystoma à branchies. Ebenda, p. 549.*
214. **v. Wittich**, *Ueber die Beziehung der Medulla oblongata zu den Atembewegungen beim Frosche. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. 37 (1866), p. 322.*
215. **Wolterstorff, W.**, *Zur Biologie der Rana temporaria L. Wochenschr. f. Aquarien- u. Terrarienkunde, Bd. 2 (1905), p. 100.*
216. **Zeehuizen, H.**, *Over den invloed van Koolzuurtoever en van Zuurstofouttrekking op de ademhaling. Weekblad van het Nederlandsch. Tijdschr. voor Geneesk., 1901. (Bibl.)*
217. **Ziegler, H. E.**, *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der niederen Wirbeltiere in systematischer Reihenfolge usw., Jena 1902, p. 299.*

XVI. Reptilien.

Allgemeiner Teil.

Im Gegensatze zu dem Verhalten der Amphibien ist der respiratorische Gasaustausch der Reptilien wesentlich auf die Lungenflächen lokalisiert, und als eigentliche Atembewegungen sind Lungenventilationen vorhanden.

Diese Lungenventilation wird im Gegensatze zu den Amphibien bei den Reptilien in Uebereinstimmung mit den Vögeln und Säugetieren vorwiegend durch distal vom Kopfe gelegene Me-

chanismen vollführt, indem durch Thoraxmuskeln (bzw. auch Abdominal- und andere Rumpfmuskeln, bei den Schildkröten auch unter Mitbeteiligung der Muskulatur des Schulter- und Beckengürtels usw.) die Luft in die mit der Leibeshöhle sich erweiternden Lungen eingezogen und teilweise passiv, teilweise durch pressorische Muskeltätigkeit wieder nach außen entleert wird. Aber unter gewissen Umständen tritt bei manchen Reptilien auch die pressorische Kopfatmung oder „Schluckatmung" auf, als ein die Lungen aufblähender, „einpumpender" Hilfsmechanismus. — Außerdem besteht bei den Reptilien auch noch ein Rhythmus der Kehlbewegungen, der zum Unterschiede von den Schluckatmungen keine eigentliche respiratorische Bedeutung zu haben scheint (ausgenommen die Wasseratmung gewisser Schildkröten), im ganzen aber lebhaft an die sogenannten Kehloszillationen der landlebenden Amphibien erinnert. —

Da die Reptilien als phylogenetische Verwandte derjenigen Wirbeltiergruppen angesehen werden können, aus denen man sich die heutigen Homoiothermen entwickelt vorstellt, kommt ihren peripheren sowie zentralen (nervösen) Atemmechanismen eine besondere Bedeutung zu für die Auffassung der Mechanik und Innervation der Atmung bei den Vögeln und Säugetieren, wie denn wieder auf der anderen Seite in dem Kehloszillationsrhythmus, insbesondere aber in den pressorischen Kehl-(Schluck-)Atmungen ein Anschluß an die Amphibien ermöglicht ist.

Mechanismus der Lungenventilation (der Lacertilier).

Bei Betrachtung des Mechanismus der Lungenventilation der Reptilien müssen wir besonderes Gewicht auf die Verhältnisse bei den gleichsam typischen Vertretern der Klasse legen, nämlich bei den Lacertiliern, denen man die Ophidier an die Seite stellen kann, während bei den Crocodiliern, besonders aber bei den Cheloniern stärkere Abweichungen in der Ausbildung der peripheren Atemapparate und dementsprechend auch des Atemmechanismus vorkommen, im Anschluß an die ökologischen Verhältnisse und die Architektur des Körpers (Wasserleben, Einschluß des Körpers in eine feste Skelettkapsel usw.).

Nach SIEFERT (81), der sich in der Neuzeit am eingehendsten mit der Atemmechanik der Reptilien beschäftigt hat, läßt sich der Mechanismus der Thoraxbewegungen am besten bei den Schlangen studieren, wo die anatomischen Verhältnisse einfach und die Intercostalmuskeln am mächtigsten entwickelt sind (SIBSON, 79).

Die Rippen besitzen hier die größte Beweglichkeit (Fig. 131), da sie vorn nicht durch ein Brustbein zusammengeschlossen werden; die zusammengehörigen Paare liegen in einer von hinten und oben nach vorn und unten geneigten Ebene, die bei der Inspiration sich mehr der Horizontallage nähert (die Schlange in Vertikalstellung gedacht nach SIBSON). Bei der Inspirationsstellung werden sowohl die Levatores costarum wie auch die Intercostales externi verkürzt, der Abstand je zweier Rippen voneinander nimmt erheblich zu, die Rumpfhöhle wird in der Richtung von vorn nach hinten und, da die Levatores die Rippen zugleich nach auswärts drehen, ebenfalls in seitlicher Richtung beträchtlich erweitert (s. auch schon bei P. BERT, 5). Exspiratorisch sind die Mm. retrahentes costarum (SIBSON) tätig und die Mm. intercostales interni; bei den Schlangen gibt es noch besondere, in ihrer Wirkung gänz-

lich den Mm. intercostales interni gleichende Muskeln, die über eine Rippe wegziehen.

Bei den Lacertiliern sind verwickeltere Verhältnisse vorhanden. In der ersten Reihe verbindet sich ein Teil der Rippen mit dem Brustbein; bei *Lacerta* kann man hiernach drei Gruppen von Wirbeln unterscheiden: 5 Sternalwirbel, deren echte Rippen sich an dem schildförmigen Sternum festsetzen, 8 Dorsalwirbel, deren falsche Rippen frei enden, und 8 Lendenwirbel, deren nach hinten stets kleiner werdende Rippen die Bauchhöhle nur von oben decken; die letzten Rippen bestehen nur aus einem Knochenstabe mit einem Knorpelende, während die falschen und wahren Rippen aus drei Stücken zusammengesetzt sind, einem oberen, an dem Wirbel eingelenkten, schief nach hinten und unten gerichteten, einem abdominalen, schief nach vorn und oben gerichteten, und einem kleinen beweglich eingeschalteten Verbindungsstück.



Fig. 131. Die respiratorische Lageänderung der Rippen bei Schlangen. (Nach SIBSON, 79.)

Diese Architektur ermöglicht eine große Ausgiebigkeit der Rippen- und Brustbeinbewegung (Fig. 132) im Vergleiche mit den Säugetieren: eine geringe Hebung der Rippen führt schon zu mächtiger Thoraxerweiterung in seitlicher Richtung (s. schon P. BERT, 5), was sich auch durch bloße Inspektion des normalen Tieres erkennen läßt, besonders z. B. beim Chamäleon (s. schon bei MILNE EDWARDS, 68a), oder, wie wir es gewöhnlich demonstrieren, bei dem in der Gefangenschaft vorzüglich gedeihenden Iguaniden *Anolis* (z. B. *principalis* oder *carolinensis*), wo die Form und Lage der Rippen an der Haut sich deutlich ausprägt. Während bei den Säugetieren die obersten Rippen ausgiebig sich bewegen, sieht man bei den Eidechsen gerade die distalen die umfangreichsten Bogenlinien umschreiben.



Fig. 132. Kopf und Brustkorb von *Lacerta* in Seitenansicht. (Nach VOGT und YUNG.)

Nach SIBSON (79) und MILNE EDWARDS (68a) sollen aber auch die Scaleni eine gewisse inspiratorische Bedeutung besitzen; MILNE EDWARDS schließt dies allerdings nur auf Grund der Muskelerschlaffung bei toten Tieren nach Aufblähung oder Entleerung der Lungen: er hält für Inspiratoren bei den Schlangen die Mm. scaleni, Mm. intercostales ext. und Mm. levatores costarum; die Exspiration ist passiv, wird aber durch schiefe Muskelzüge (zwischen der inneren Fläche der Rippen und der Wirbelsäule) und durch „tiefe" Intercostales gefördert.

Die äußeren Intercostales nehmen nach SIEFERT (81) bei den Lacertiliern lateralwärts eine mehr und mehr dem Verlaufe des äußeren schiefen Bauchmuskels parallele Richtung an und erstrecken sich nur bis zu der Stelle, wo die vertebralen und sternalen Rippenstücke aneinander stoßen, während die inneren sich bis an das distale Ende der Sternalstücke der Rippen erstrecken, woraus folgt, daß die inspiratorische Erhebung sich vorzugsweise bis zu der Stelle, wo die Rippen sich nach vorn und oben krümmen, kundgibt, die exspiratorische Verengerung dagegen in der Region von der Krümmung bis zum Brustbein (bei der Exspiration können sich hier die Rippen fast völlig zusammenlegen; gleichzeitig verengern sich auch die lateralen Abschnitte ein wenig und das Brustbein senkt sich tiefer herab, jedoch weniger nach unten als vielmehr nach innen).

Die wesentliche Rolle der Zwischenrippenmuskeln bei den Atembewegungen der Reptilien erlangt eine gewisse Bedeutung mit Hinsicht auf den Anteil dieser Muskeln bei der Respiration der Säugetiere.

Die Muskulatur der Bauchdecken nimmt nach SIEFERT (81) bei den Ophidiern und Lacertiliern an den Atembewegungen keinen Anteil. SIEFERT hat dies auf Grund von Operationen geschlossen, bei denen er die Bauchhöhle in der Mittellinie eröffnete und längs der letzten, mit dem Brustbein in Verbindung stehenden Rippe beiderseits Schnitte bis zur Wirbelsäule führte, wonach die Atmung gänzlich ungestört weiterverlief und die Exspiration so kräftig wie vorher erfolgte. Ein weiterer Schnitt oberhalb des Schultergürtels in der ganzen Zirkumferenz des Halses, durch den alle proximal entstehenden und an den Rippen distal inserierenden Muskeln außer Wirksamkeit gesetzt werden, beeinträchtigt die Atembewegungen kaum merklich (ebenso wie die Exartikulation der Vorderextremitäten). Dieselben werden also wesentlich durch die Intercostales und die Rückenmuskulatur bewirkt.

Die Thoraxbewegungen werden von gewissen Bewegungen der Kehlgegend begleitet, denen besonders SIEFERT seine Aufmerksamkeit geschenkt hat. Während der („aktiven", s. weiter p. 816) Exspiration aus den Lungen wird der ganze Kehlkopf nach vorn verschoben, wobei die Mundhöhle verkleinert wird; beim Nachlaß der Kontraktion gleitet der Larynx zurück, um sich beim Eintreten der aktiven Inspiration über die Ruhelage hinaus nach rückwärts zu bewegen — es erfolgt eine erhebliche Erweiterung der Mundhöhle — und bei Lösung des inspiratorischen Tonus wieder in die „Kadaverstellung" nach vorn zu gehen. Dabei ist die Glottis geöffnet. — Als Motoren fungieren die an das Zungenbein sich ansetzenden Muskeln (die Zunge wird aber nicht bewegt, ausgenommen die passiven Lageveränderungen der hintersten Partien). Ueber die graphische Registrierung von FRANÇOIS-FRANCK s. p. 819.

Bei der ruhigen Atmung in der Sonne (SIEFERT, 81) erfolgt momentan eine Einziehung der Mundhöhle, der Kehl- und Thoraxgegend, am stärksten am Brustkorb ausgeprägt, viel schwächer und oft nur einer fibrillären Zuckung ähnlich am Mundboden; ebenso plötzlich folgt eine kräftige Hervorwölbung, und nachher wieder eine schwächere Einwärtsbewegung; dann erscheint gewöhnlich eine Pause

von mehreren Sekunden. Die Atembewegung ist also dreiphasisch, und zwischen je zwei Respirationen schiebt sich eine Pause ein. welche unverhältnismäßig länger zu sein pflegt als die Bewegungszeit. Die mittels einer Kopfkappe gewonnene Kurve (Fig. 133, 136) veranschaulicht diese Verhältnisse: die absteigenden Schenkel entsprechen der Inspiration, die aufsteigenden der Exspiration.

Die Tiefe der Inspiration ist äußerst variabel; der unterhalb der Ruhelinie gelegene Kurvenabschnitt kann kleiner, gleich oder selbst viel größer sein als der oberhalb befindliche, exspiratorisch aufsteigende Teil der Kurve; zuweilen ist der untere Abschnitt der Inspiration gar nicht ausgeprägt, so daß der Schreibstift nach der Exspiration nur zum Niveau der Ruhelinie herabsinkt (Fig. 135) (s. weiter bei den Schlangen etc.).

Die erste graphische Registrierung der Atembewegungen bei den Lacertiliern und Ophidiern hat wohl P. Bert (5) ausgeführt. Bei der mit Aether narkotisierten *Lacerta ocellata* hat er vermittels einer Kopfkappe regelmäßige Atempausen und dreiphasische Atemkurven erhalten.

Diese Ruhepause wurde von ihm so gedeutet, daß sie einer Thoraxlage in halber Exspiration entspricht: die Exspiration würde nicht in einem Zuge, sondern in zwei Zeiten erfolgen, die durch ein Stadium voneinander getrennt sind, während dessen durch aktiven hermetischen Verschluß der Atemröhre das weitere Ausströmen der Luft aus den Lungen sistiert wird, bis wiederum das Hindernis weicht und die unterbrochene Exspiration vollendet werden kann — während dieser Zeit sollen also die Lungen teilweise Inspiratorisch gebläht bleiben. Er beruft sich auf die Beobachtung der Glottis bei aufgesperrtem Munde; man sieht den Kehlkopfeingang während der ganzen Dauer der Atempause fest verschlossen, und seine Oeffnung kommt erst am Beginne der aktiven Exspiration zustande. Der Verschluß wird nach P. Bert durch Kontraktion des M. compressor laryngis bewirkt.

P. Bert hat bei den Repräsentanten der sämtlichen Hauptgruppen der Reptilien, wie weiter unten eingehender berichtet wird, den im Grunde gleichen Atemtypus so beschrieben, daß eine mehr oder minder lange Atempause bei völliger oder unvollständiger Blähung nach einer partiellen Exspiration erscheint, während welcher die Glottis verschlossen ist, wogegen nach völliger Exspiration unmittelbar die Inspiration erfolgt.

In Couvreurs (14) Untersuchungen an winterschlafenden *Lacerta ocellata* waren reine Inspirationspausen vorhanden: nach einer 4—5 Sekunden dauernden Pause erfolgte schnelle vollständige Exspiration, unmittelbar darauf Inspiration, Pause usw. Nach Erwecken traten aber zweiphasische Exspirationen auf. Uebrigens hat schon Heinemann (53) hervorgehoben (auf Grund von Beobachtungen insbesondere an freien Lacertiliern), daß die Pausen auch in vollkommener Exspirations-, sowie in vollster Inspirationsstellung stattfinden können. Dazu können wir anführen, daß bei *Anolis* bei ausgiebiger Lungenventilation (nach der Jagd hinter einer Beute und nach Auffressen derselben) genau zweiphasische Atembewegungen beobachtet werden konnten, und zwar längere Zeit hindurch, indem maximale Inspiration und Exspiration ohne Pausen abwechselten (s. auch reflektorische Einflüsse).

In betreff des Zustandekommens der Ruhepausen erkennt HEINEMANN mit P. BERT an, daß es sich da um vollständige Schließung des Kehlkopfeinganges handelt, aber meint, daß diese Schließung nicht als „aktive Kraftäußerung" aufzufassen ist, sondern er glaubt die Schließung einfach durch die Elastizität der Gießkannenknorpel, welche in ihre Ruhestellung zurückspringen, erklären zu müssen, während die Eröffnung des Kehlkopfeinganges, welchen man streng von der Glottis scheiden muß, durch besondere Muskeln bewirkt wird.

Bei *Lacerta viridis*, *L. agilis* und *Anguis fragilis* hat LANGENDORFF (53) (mittels Kopfkappe oder nach Tracheotomie bei Verwendung der MAREYschen Trommel oder mittels eines Stethographen) dreiphasische Atembewegungen des Thorax registriert, indem nach verschieden langer inspiratorischer Pause eine tiefe Exspiration, sofortige In- und partielle Exspiration stattfand (s. weiter). Bei zum Schlafe sich anschickenden *Anguis* war zweiphasische Atmung vorhanden, indem bloß Inspiration und Exspiration, durch lange Inspirationspausen getrennt, abwechselten. Die inspiratorische Ruhe erschien in verschiedenen Höhen. (Es wird da — aber ohne genaue Angabe der Stelle — bemerkt, daß FANO bei *Champsa lucius* ganz andere Kurven erhalten hat.)

SIEFERTS (81, p. 814 schon berührte) ausgedehnte graphische Untersuchungen (Fig. 133—136) haben ihn zu folgenden Ergebnissen und Schlüssen geführt. Der Verschiedenheit im Verhalten der Inspirationstiefe und der Atembewegungsphasen gegenüber ist in dem wechselvollen Bilde unter allen Umständen die Lage des Schreibhebels während der Zeit der Atemruhe konstant. Dies hebt SIEFERT besonders ausdrücklich hervor. Gegenüber P. BERTS Deutung der Pause durch den energischen, je nach Willkür des Tieres zustande kommenden Larynxverschluß behauptet SIEFERT, daß kein Kontraktionszustand der Exspirationsmuskulatur existiert, dessen Effekt durch die Verschlußmuskeln des Kehlkopfeinganges während der Respirationspause vereitelt würde. Schaltet man nämlich den Kehlkopf aus (Einlegen einer Trachealkanüle (Fig. 136), Einführung einer konisch zugespitzten Glasröhre bei einem narkotisierten Tiere direkt in die Glottis), so wird die typische Form der Atemkurven dadurch nicht



Fig. 133. Dreiphasische Atemkurven der Eidechse (mit Kopfkappe aufgenommen nach SIEFERT, 81). Normale Atmung. (S. auch Fig. 134 u. 136.) Die Exspiration zweiphasisch, durch eine Pause in noch weit aufgeblähtem Zustande gespalten.

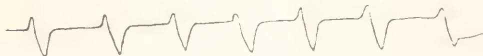


Fig. 134. Dreiphasische Atemkurven der Eidechse (nach SIEFERT, 81, s. Fig. 133 u. 136). Die Exspiration zweiphasisch, die interexspiratorische Pause liegt in nur noch schwach aufgeblähtem Zustande.

im mindesten geändert: nach wie vor erfolgt die Exspiration zweizeitig, beide Phasen getrennt durch eine mehr oder weniger lange Ruhepause. Es handelt sich also um eine wirkliche Ruhepause im strengsten Wortsinne, während deren keinerlei aktive Muskelkräfte in Wirksamkeit treten und der Thorax sich in „seiner elastischen Gleichgewichtslage (Kadaverstellung)" befindet.



Fig. 135. Zweiphasische Atemkurven der Eidechse (nach Siefert, 81). Lange Pausen (nach des Autors Auffassung in „Kadaverstellung", s. den Text).

Siefert hat folgenden Versuch empfohlen: man präpariert bei einer Eidechse, die in Bauchlage fixiert ist und deren Luftwege mit dem Registrierapparat in Verbindung stehen, die Muskulatur des Nackens ab und führt nach Bloßlegung der Wirbelsäule unter die letztere die schmale Branche einer Schere, um im geeigneten Augenblicke das Rückenmark zu durchtrennen: immer zeichnet, von diesem Momente angefangen, der Schreibhebel eine horizontale Linie, die die direkte Verlängerung der vorausgegangenen respiratorischen Ruhepausen darstellt.

Außerdem führt Siefert Ergebnisse von Nervendurchschneidungen gegenüber Heinemanns (s. oben) Hypothese des elastischen Glottisverschlusses an (s. weiter p. 830). Daß der exspiratorische Luftstrom an sich keinerlei Rolle bei der Oeffnung des Kehlkopfeinganges spielt, folgt aus dem Versuche, wo nach Einlegen einer Kanüle in die Trachea (bei Intaktheit der Nn. laryngei inf.) das rhythmische Spiel der Atemspalte dauernd erhalten bleibt.

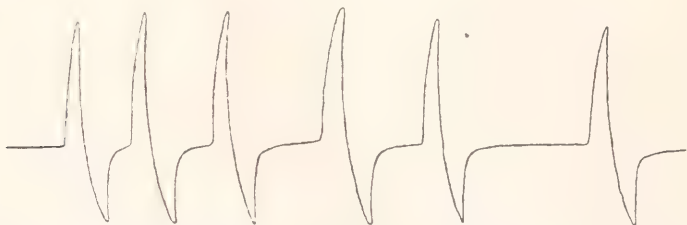


Fig. 136. Dreiphasische Atemkurven der Eidechse (nach Siefert, 81) unter Einschaltung einer Trachealkanüle. S. Figg. 133—135.

Nach Siefert handelt es sich also bei der Respiration der Eidechsen um eine von der elastischen Gleichgewichtslage ausgehende, durch aktive Muskelkontraktionen bewirkte rhythmische Verengerung und Erweiterung der Leibeshöhle; jede Phase besteht meist aus zwei Teilen, einem aktiven und einem passiven; den Anfang macht in der Regel die aktive Exspiration, unmittelbar schließt sich bei Erschlaffung der exspiratorisch wirkenden Muskeln eine passive Inspiration an, bei der es aber nur selten bleibt (Rückkehr zur Ruhelage und Pause), indem meist eine aktive Inspiration (Kurvenabschnitt unter der Ruhelage) folgt, wonach die passive Exspiration in die Ruhelage zurück erscheint. Durch

Zurückdrängung der Vorderextremitäten kann die aktiv inspiratorische Phase wesentlich beeinträchtigt, ja selbst gänzlich unterdrückt werden.

Gegen SIEFERTS bestimmte Behauptung, daß die Thoraxlage in der Atemruhe der Gleichgewichtslage resp. der Kadaverstellung des Thorax entspricht, hat sich später KAHN (55) gewendet.

Er hält SIEFERTS Methode der graphischen Registrierung für unzweckmäßig; die MAREYsche Kapsel, mit welcher die Kopfkappe oder die Kanüle (in der Trachea) verbunden war, vermag zwar zeitliche Verhältnisse von Bewegungserscheinungen und innerhalb gewisser Grenzen auch absolute Druckwerte zu verzeichnen, aber reine Volumenbestimmungen oder Verzeichnung von Bewegungsformen lassen sich niemals mit dieser Vorrichtung genau ausführen (denn durch rasche Druckschwankungen und durch die Elastizität der Membran wird eine starke Verunstaltung der Kurven bedingt). Mit einem geeigneten Pneumatographen hat KAHN die Form, das Volumen, die Frequenz, den Rhythmus und innerhalb bestimmter Grenzen auch die Atemlage mit genügender Genauigkeit aufzeichnen können, indem das Tier durch die Kopfkappe oder Trachealkanüle eine leichte (im Wasser aufgehängte, mit Paraffin durchtränkte) Papierglocke bewegte, wobei zugleich die Bewegungen einer MAREYschen Trommel zum Vergleiche aufgenommen werden konnten.

Bei *Lacerta viridis* kommt nach Ueberstülpen einer Kopfkappe sofortige Einstellung der Atembewegungen zustande, aber bald kehrt die Atmung zurück, zuerst mit kleineren, später mit gegenüber der Norm etwas größeren Exkursionen. Aeußerlich sind die Thoraxbewegungen dreiteilig und ebenso sind auch die mittels einer MAREYschen Kapsel gezeichneten Kurven geformt (nur zeitweise wurden da — aus unbekannten Gründen — gleichsam zweiphasische Atemzüge registriert, indem die vom Inspirationsgipfel bis zur Ruhelage reichende Zacke fast verschwand); aber der Pneumatograph zeichnet genau zweiphasische Atembewegungen (Fig. 137), mit Ausfall des

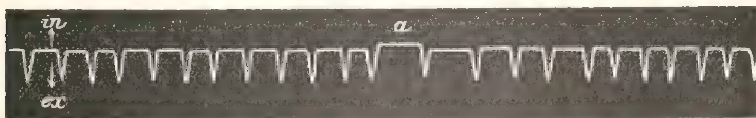


Fig. 137. **Atmung der Eidechse** nach KAHN, 55, registriert mittels eines Pneumatographen: zweiphasische Atemkurven (*in* Richtung der Inspiration, *ex* Richtung der Exspiration; Pausen in der Inspirationsstellung, mit veränderlichem Niveau besonders bei *a*).

dritten Teiles der Exkursion der MAREYschen Vorrichtung: Exspiration — Inspiration — Pause usw. Also kommt die Dreiteiligkeit der äußerlich beobachteten und der durch die MAREYsche Kapsel registrierten Thoraxbewegung wegen des Verhaltens der Atemspalte bei dem Pneumatographen nicht zum Vorschein: in der Tat sieht man erst nach der Ausschaltung der Glottis (Registrierung aus der Trachealkanüle) die dritte, exspiratorisch verlaufende Thoraxbewegung in der Atemkurve als mehr oder minder deutliche Zacke erscheinen (insbesondere stark bei der Intubation der Atemspalte, wodurch das Tier sehr gereizt wird). Es ist nach KAHN (55) der Schluß zwingend, daß ein Verschließen der Glottis hier im Spiele ist: entweder kann

sich die Atemspalte in dem Augenblicke schließen, in welchem die Inspiration ihr Ende erreicht hat, worauf die dritte Phase der Atembewegung — eine aktive Exspiration — die Luft in die unteren Abschnitte der Lungensäcke (s. weiter) einpressen würde; oder aber fällt der Glottisschluß vor die Beendigung der Inspiration, so daß der Endabschnitt der letzteren die Luft aus den unteren in die oberen Teile der Lungen ansaugen würde, worauf bei der folgenden Exspiration die umgekehrte Luftbewegung stattfände; der Autor entscheidet nicht zwischen diesen Möglichkeiten. — Es geht allerdings nicht an, die Zweiteiligkeit der Exspiration bei den Reptilien nur mit der Ventilation der Luftsäcke zu verbinden, denn auch bei denjenigen, wo keine auffälligen Luftsäcke entwickelt sind, kommt der dreiphasische Modus vor.

Im weiteren bestätigt KAHN zwar SIEFERTS Angabe, daß die exspiratorische Anfangserhebung der Atemkurven stets in derselben Höhe einsetzt, wenn man die MAREYsche Kapsel zur Registrierung verwendet, aber die Methode ist unzulänglich für den Nachweis, daß die Thoraxlage in der Pause der Gleichgewichtslage des Thorax entspricht. Wird der SIEFERTsche Versuch der Rückenmarksdurchtrennung mit MAREYscher Kapsel ausgeführt, so nimmt ihre Membran allerdings dieselbe Lage wie in der Atempause ein, doch handelt es sich da offenbar um den elastischen Gleichgewichtszustand der Membran; wird der Versuch mit dem Pneumatographen wiederholt, so stimmt die Kadaverstellung des Thorax in der Regel mindestens mit der Thoraxlage bei tiefster Exspiration überein (bei der rhythmischen Oeffnung der Atemspalte kommt dies allmählich, zuweilen plötzlich, aber immer plötzlich nach der Tracheotomie, zustande).

Demnach — schließt KAHN — ist der Akt des Luftwechsels bei den Eidechsen zweiphasisch: die für gewöhnlich aktive Inspiration ist von der passiven Exspiration durch eine Pause getrennt, während deren Dauer durch den Verschluß der Atemspalte inspiratorische Blähung besteht.

Im wesentlichen gleiche Ergebnisse hat KAHN auch bei *Tropidonotus natrix* und *Emys europaea* gewonnen (s. weiter und im spez. Teil); er hält sich nicht für berechtigt, zu entscheiden, innerhalb welcher Grenzen das Resultat auf die Reptilien überhaupt ausgedehnt werden könnte.

Bei erregter Atmung hat KAHN bei Eidechsen periodische Wiederkehr verschiedener bedeutend abweichender Atemtypen verzeichnet, bezüglich deren die Abbildungen der Originalarbeit einzusehen sind.

In der letzten Zeit hat FRANÇOIS-FRANCK (43, 45, sichtlich ohne Kenntnis der von KAHN ausgeführten Untersuchungen) ausgedehnte Beobachtungen und Versuche an *Lacerta ocellata* angestellt.

Die Registriermethode bestand in leichtem Anbringen einer kleinen „Pelotte“ jederseits an den am stärksten sich bewegenden Bezirken des Thorax; auf diese Weise wurde ein kurzer Hebel einer mit einer großen nachgiebigen Membran ausgestatteten Kapsel in Bewegung gesetzt und Ausschläge einer zweiten, mit der letzteren verbundenen Kapsel aufgenommen.

Die respiratorischen Kurven sind typisch dreiphasisch, mit „interexspiratorischer“ Pause; die Atemzüge werden vom

Autor von dem Ende der Atempause aus betrachtet, so daß zuerst die „erste Halbexspiration", dann volle Inspiration, endlich die „zweite Halbexspiration" (und Pause) folgt; die „zweite Halbexspiration" pflegt schwächer zu sein. Oft kann die „erste Halbexspiration" gering sein, so daß die inspiratorische Zacke (oberhalb des Niveaus der Ruhepause) auffällig überwiegt. Den (etwas zu sehr verkleinerten) Reproduktionen läßt sich entnehmen, daß die Pausen keinesfalls, wie es SIEFERT behauptet hatte, dasselbe Niveau einnehmen. Oft können die Pausen (nur beim gereizten Tiere?) sogar völlig verschwinden.

FRANÇOIS-FRANCK berichtet zugleich von einem abdominalen Faktor der Atembewegungen, dem langen ventralen, vom Stamm zum Becken ziehenden Muskel. Er hat eine kleine Kautschukampulle durch einen kleinen Einschnitt in die Körperhöhle eingeführt und die Volumoscillationen derselben gleichzeitig mit den Thoraxkurven aufgezeichnet: da die Ampulle gleichzeitig mit dem Beginne der „ersten Halbexspiration" eine plötzliche Kompression kundgibt, hält er den erwähnten Muskel für einen wichtigen Ausatmungsfaktor. — Außerdem hat er zugleich auch die Druckänderungen in den Lungen selbst registriert; es kommen da nun gewisse Fälle vor, wo die exspiratorische Drucksteigerung sich unmittelbar nach der Inspiration wiederholt, in weit stärkerem Grade, als es „der einfachen Rückbewegung der Thoraxwand" entsprechen würde; dann sieht man an den Thoraxkurven in dem Abschnitte der „zweiten Halbexspiration" eine deutliche Verstärkung (Bildung einer Zacke unter die Abszisse), und gleichzeitig wird eine zweite, „supplementäre" Kontraktion der Abdominalwand aufgezeichnet, die eben diese Abänderung der übrigen Kurven hervorgebracht haben soll.

Weiter hat der Autor (Fig. 138) zugleich mit der Registrierung der Thoraxexkursionen und der Druckänderungen in der Mundnasenhöhle die Bewegungen der Kehle (des Mundbodens) aufgezeichnet, wobei er aber die übrigen Arten der Kehlbewegungen (s. p. 842) außer acht läßt und allein diejenigen, welche die Ex- und Inspiration des thorakalen Atemmechanismus begleiten, berücksichtigt (s. auch seine Untersuchungen bei den Schildkröten im spez. Teile); er ist da nach eingehendem Vergleiche zu dem Schlusse gelangt, daß der Mundboden zuerst passiv durch die Stauung der exspirierten Luft hervorgewölbt wird, um in der zweiten Phase der Exspiration aktiv die Luft nach außen auszupressen (während die Thoraxkurven einheitliche exspiratorische Kurvenschenkel aufweisen, sieht man an den Kehl- und Druckkurven zwei deutlich abgesetzte Abschnitte); bei der Inspiration wird der Mundboden passiv eingezogen, zuerst rasch, später langsam, endlich wiederum schneller. — An Tieren, bei denen vom zen-

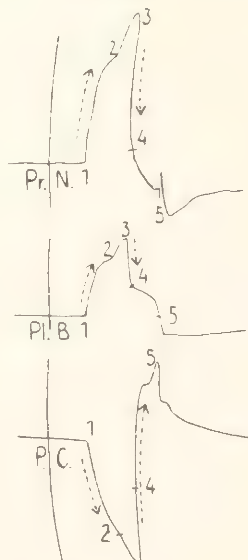


Fig. 138. Atmung der Eidechse (nach FRANÇOIS-FRANCK, 45). Gleichzeitige Registrierung der respiratorischen Druckschwankungen *Pr.N.* in der Mundnasenhöhle, *Pl.B.* der Bewegungen des Mundbodens und *P.C.* der Exkursionen der Rippen, *1—5* einander entsprechende Phasen der Atemkurven.

tralen Ende der durchschnittenen Luftröhre oder von einer in die Atemritze eingeführten Kanüle aus die Luftbewegung registriert wurde, besser aber noch an Tieren, welche in ein hartes Objekt sich eingebissen hatten und ihre Mundhöhle offen hielten, konnte nachgewiesen werden, daß die Ausschaltung der Kehlbewegungen keine Aenderung der respiratorischen Druckkurven nach sich zieht.

An gereizten, zum Beißen sich vorbereitenden Tieren, welche den Mund stark aufgesperrt hielten, beobachtete FRANÇOIS-FRANCK die Glottisbewegungen und signalisierte dieselben mit der Hand unter die Lungendruckkurven: bei der Inspiration öffnete sich die dreieckige Atemritze plötzlich und stark, um sich bei der Exspiration zu verengern, aber nur unvollständig.

Von großer Bedeutung sind endlich die Aufzeichnungen der Druckkurven vermittels in die distalen Lungenabschnitte eingebundener Kanülen. Obwohl die in der Mundnasenhöhle bei der Atmung stattfindenden Druckänderungen etwas von den in den Lungen aufgenommenen abweichen — indem die inspiratorischen, besonders aber die exspiratorischen Phasen schwächer ausgeprägte Pausenbildungen aufweisen — besteht im Grunde doch nur eine allgemeine Uebereinstimmung zwischen ihnen, so daß schon

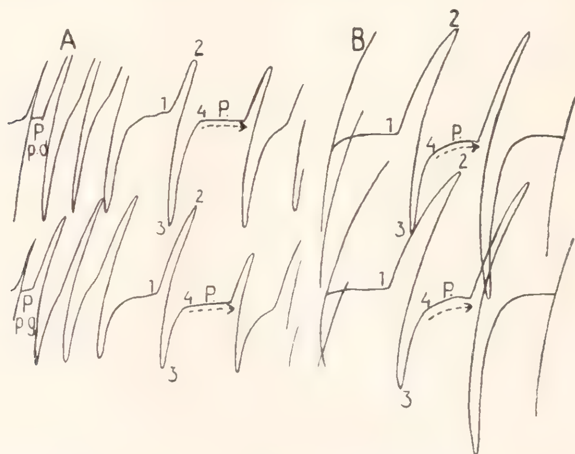


Fig. 139. Atmung der Schildkröte (nach FRANÇOIS-FRANCK, 44): *A* Norm, *B* Ligatur der Luftröhre; nach der Ausschaltung des Kehlkopfes wird derselbe dreiphasische Atemtypus vorgefunden, mit den interexspiratorischen Pausen *P*, wie in der Norm. *Ppd* Druckschwankungen in der rechten, *Ppg* in der linken Lunge, *1—4* die einander entsprechenden Zeitpunkte der Atemphasen.

daraus der Schluß gezogen werden kann, daß den Larynx- und Kehlbewegungen keine große Rolle bei dem Zustandekommen der typischen Atemkurven zukommt. Aber überaus deutlich erhellt dies aus den Registrierungen vermittels der Lungenkanülen: auch wenn die Trachea unterbunden ist (Fig. 139), erscheinen wesentlich gleiche Atemkurven; die „pause post-inspiratrice“ kommt ganz wie sonst zum Vorschein. — Im wesentlichen gleiche Ergebnisse bei den Schildkröten s. im folgenden Abschnitte und im spez. Teile.

Auf Grund seiner graphischen Registrierungen vermittelst einer leichten direkt mit dem Thorax verbundenen Hebelvorrichtung hat BABÁK (2) bei den großen „schwarzen Leguanen“, *Ctenosaura acanthura*, bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Regulationsverhältnisse des Atemzentrums auch eine Reihe von Schlußfolgerungen über den Atemmechanismus ziehen können. Besonders legt er auf die Veränderlichkeit der sämtlichen Phasen des Atemaktes Gewicht, welche insbesondere bei zentralen resp. Bluteinflüssen auf das Atemzentrum zutage tritt und sich kaum allein auf quantitative oder zeitliche Verschiedenheiten des Glottisspieles reduzieren ließe. Des weiteren hebt er mit Nachdruck hervor, daß sich bei ausgedehnten graphischen Aufzeichnungen alle möglichen Uebergänge von dem rein zweiphasischen Atemtypus, bei dem die Exspiration und Inspiration ununterbrochen gleichmäßig alternieren, über reine kurze oder längere Inspirationspausen oder langsamere Anfänge der exspiratorischen Thoraxsenkungen bis zu dem ausgesprochen dreiphasischen Atemtypus nachweisen lassen, welcher gleichsam als typische Reptilienatmung fast allgemein angeführt zu werden pflegt und bei dem die Exspiration in zwei Teilen erfolgt, indem die gewöhnlich schwächere erste Phase der Exspiration von der zweiten durch eine Atempause getrennt ist. Die betreffenden Atemkurven würde man kaum durch das alleinige Spiel der Atemspalte erklären können. Man muß wohl annehmen, daß es sich da um weitgehend veränderliche Tätigkeit der Atemmuskulatur handelt, wobei es wahrscheinlich ist, daß in dieser Beziehung bei den Reptilien in mancher Hinsicht kompliziertere Bedingungen der Atmungsinnervation vorliegen werden, als sogar bei den Homoiothermen, indem z. B. die interexspiratorische Pause durch Einstellung der Kontraktion der Exspiratoren (oder Verstärkung des Tonus der Inspiratoren?) bedingt zu sein scheint, nicht aber bloß sekundär durch den Verschluß der Atemspalte in verschiedenen Stadien der Exspiration zustande kommt.

Das Auftreten der Atempausen in den verschiedenen Phasen des Atemaktes hat BABÁK ebenfalls wie die meisten früheren Beobachter sicherstellen können, womit SIEFERTS Ansicht, daß die Atempause einer Gleichgewichts- resp. Kadaverstellung des Thorax entspricht und zum Ausgangspunkte einer aktiven Exspiration (resp. zum Durchgangspunkte der zuerst passiven, dann aktiv fortgesetzten Inspiration) wird, fällt. Da aber auch die Larynxbewegungen in keiner kausalen Beziehung zu der Form der Atemkurven, insbesondere zum Zustandekommen der Atempause im Stadium weitreichender Aufblähung stehen, so ist die eigentümliche Art der Tätigkeit der eigentlichen Atemmuskeln als der wahre Grund der dreiphasischen Reptilienatmung anzusehen, während die Bewegungen der Atemspalte nur korrelative Beziehung zu der Tätigkeit der Atemmuskeln besitzen.

Das Volumen der Respirationsluft hat KAHN (55) bei *Lacerta viridis* mit seinem Pneumatographen auf durchschnittlich 2—3 ccm bestimmt, bei *Tropidonotus natrix* zu 2—4 ccm (bei ruhiger Atmung); P. BERT (6) schätzt dagegen bei einer mittelgroßen Ringelnatter die Luftwege bis auf 35 ccm.

Abänderungen des Mechanismus der Lungenventilation bei den übrigen Reptilien.

Obwohl die Schlangen, Krokodilier und Schildkröten äußerlich weitgehende Unterschiede von den Lacertiliern aufweisen, besteht in ihrem Atemmechanismus wesentliche Uebereinstimmung; insbesondere in betreff der Atemkurven wurde eine so überraschende Aehnlichkeit sichergestellt, daß die im vorigen Abschnitte nach Ergebnissen bei den Lacertiliern geschilderten Verhältnisse, insbesondere die Dreiphasigkeit der Atemakte, als allgemein verbreitet gelten können; es ist erlaubt, von einem „Reptilienatemtypus“ zu reden.

Wir werden einen eingehenden Bericht über die Erforschung des Atemmechanismus bei den Schlangen, Panzerechsen und Schildkröten im spez. Teile erstatten und beschränken uns hier auf das Allgemeine.

Die Exspiration pflegt in zwei Teilen zu erfolgen, welche durch eine längere oder kürzere Atempause getrennt sind. Während dieser Pause scheint die Atemspalte (wenigstens weitgehend) verschlossen, sonst geöffnet (insbesondere stark während der Inspiration) zu sein, aber auch nach Ausschaltung des Larynx dauert die Zweiteiligkeit der Exspiration an, woraus zu folgern ist, daß die Spaltung der letzteren durch eigentümliche Exspiratorentätigkeit bedingt wird [s. insbesondere François-Francks (44) Untersuchungen an Schildkröten] — zu welchem Schlusse wir auch im vorigen Abschnitte bei den Lacertiliern gelangt sind. Es scheint demgemäß die Innervation der Atemmuskeln während des dreiphasischen Atemaktes der Reptilien von komplizierterer Beschaffenheit zu sein, als sogar bei den homoiothermen Wirbeltieren. — Die bisherigen abweichenden Angaben haben sich auf die Beobachtung der gleichzeitigen Aenderungen der Atemspalte gestützt, welche aber bloß als korrelative Bewegungserscheinungen, keinesfalls als kausale Bedingungen der Zweiteiligkeit der Exspiration aufzufassen sind.

Im Vergleiche mit den Sauriern weisen die Krokodilier zwar einige Abweichungen des Atemmechanismus auf, welche aber nicht wesentlich sind. Insbesondere sind hier die abdominalen Hilfskräfte im Zusammenhange mit der eigentümlichen Architektur des Rumpfes ausgiebiger entwickelt. Die Dreiphasigkeit des Atemaktes ist bei ihnen gewöhnlich auffälliger als bei den Lacertiliern. Durch den unter normalen Verhältnissen periodischen Atemrhythmus, insbesondere aber durch die abweichende Blutregulation des letzteren unterscheiden sie sich von den Lacertiliern erheblich.

Bei den Cheloniern ist trotz der Abwesenheit der Rippenatmung die Saugatmung erhalten und zeichnet sich merkwürdigerweise, was den Verlauf der Atemkurven usw. betrifft, durch die gleichen Eigenschaften aus, wie bei den Sauriern. Als eigentliche Atemkräfte kommen die Muskeln des Schulter- und Beckengürtels in Betracht, sowie auch gewisse, insbesondere bei einigen Schildkröten entwickelte Rumpfmuskeln, zugleich aber besitzen auch Bewegungen der freien Extremitätenteile und des Kopfes unzweideutige Beziehung zur Lungenventilation (bei gewissen Abteilungen haben auch die in verschiedenem Grade möglichen Verschiebungen des Plastrons dem Karapax gegenüber eine respiratorische Bedeutung).

Ueber die reflektorische Beeinflussung der Thoraxatembewegungen.

Die Frequenz der Atembewegungen ist sehr unregelmäßig, einerseits von den äußeren Bedingungen (besonders den Temperaturverhältnissen) abhängig, andererseits von inneren, wobei auch die individuellen Verschiedenheiten der Erregbarkeit des Zentralnervensystems usw. eine große Rolle spielen.

P. BERT (5) gibt für die große *Lacerta ocellata* im Durchschnitt 12 Atemzüge pro Minute an, allerdings mit vielen Schwankungen je nach der Temperatur, dem wachen oder schläfrigen Zustande, den psychischen Regungen etc. SIEFERT (81) findet bei den kleinen Lacertiden 10—20 Atmungen im Sommer als Norm, obwohl sich oft auch nur 4 und andere Male 60 sicherstellen lassen. Kleinere Species atmen im allgemeinen frequenter und energischer.

Nebst der Frequenz schwankt auch die Amplitude und der Verlauf der einzelnen Atemzüge oft sehr unregelmäßig; nach SIEFERT kombiniert sich geringe Frequenz mit größerer Amplitude und umgekehrt. KAHN (55) bemerkt, daß bezüglich der Frequenz Genaueres anzugeben kaum möglich ist. FRANÇOIS-FRANCK (45) und BABÁK (2) finden besonders an freien Eidechsen eine große Veränderlichkeit des Atembildes; es scheint, daß bei zahmen Tieren [s. BABÁK (2) bei *Ctenosaura*] weit größere Regelmäßigkeit vorkommt.

Ueber die reflektorischen Aenderungen der Atembewegungen hat insbesondere SIEFERT (21) eine Reihe von Angaben bei Eidechsen gemacht. An fixierten, aber auch an frei gehaltenen Tieren konnte er oft periodische Atemtypen beobachten.

Während regelmäßiger Atmung der Eidechsen rufen leichte Hautreize, wie Anblasen der Haut, Betupfen derselben, Erschütterungen des Tieres etc., gewöhnlich eine augenblickliche Steigerung der Atemtätigkeit hervor, besonders in der exspiratorischen Phase. Bei sehr schwachen Reizen erscheint nur ein einziger Atemzug auf diese Weise verändert, nach einer etwas abgekürzten Pause setzt der normale Atemtypus wieder ein. Läßt man den Reiz zu Beginn einer Pause einwirken, so wird dieselbe coupiert; die Steigerung der Atembewegung ist umso beträchtlicher, je näher der Reizmoment dem Eintritt eines neuen Atemzuges ist. — Bei stärkeren Reizen erscheinen oft Hemmungswirkungen. Durch Wiederholung der Reize an einer Hautstelle stumpft sich die Empfindlichkeit ab, während von anderer Stelle erregende oder hemmende Wirkungen auslösbar sind. — Schwache Reizung des zentralen Ischiadicusstumpfes wirkt fördernd ein, indem nach der ersten erheblich verstärkten Atembewegung oder einer etwas verlängerten Pause hochgradige Atemfrequenz zustande kommt (die Pausen können sogar verschwinden); ganz ähnliche Wirkungen wurden bisweilen hervorgebracht durch Berührung einer Hautstelle mit einem zarten Pinsel in je 1—2 Sekunden (auch an großhirnlosen Tieren). Bei stärkeren Reizen treten mehr Hemmungserscheinungen in den Vordergrund.

Durch plötzliche Beschattung der Augen wird die Atemfrequenz verlangsamt, durch Beleuchtung gesteigert, aber nur bei Vorhandensein beider Großhirnhemisphären. Akustische Reize wirken äußerst schwach ein, gewöhnlich erscheint eine etwas längere Pause mit nachfolgender Frequenzsteigerung; nach Großhirnexstirpation werden fast überhaupt keine Effekte erzielt.

Von den Trigeminusendigungen in dem Anfangsteil des Respirationstraktus werden besonders Hemmungswirkungen hervorgerufen (Atemstillstand, dann flache Atemzüge mit langen Pausen).

Die erwähnten Reflexwirkungen werden auch bei den vagotomierten Tieren beobachtet, wo man während der langen Pausen durch geeignete Reizung einen fast normalen Atemtypus zustande bringen kann.

An *Varanus niloticus* sah Siefert, daß die unter normalen Verhältnissen geräuschlose Atmung mit einem exspiratorischen Zischen (wohl durch eine geringere Glottisöffnung bedingt) Hand in Hand ging; auch die Inspiration war von einem hörbaren Geräusch begleitet.

Schiff (77) sah bei Eidechsen durch starke galvanische Reizung der Lendennerven einen langen Stillstand in Exspiration entstehen; die Hemmung überdauert die Reizung eine kurze Zeit.

Bei Danilewski (24) wird ein Versuch an einer „hypnotisierten“ (d. h. mit Gewalt in der Rückenlage gehaltenen, gleichsam erstarrten) Eidechse angeführt, wo nach Bedeckung der Nasenlöcher mit feuchtem Fließpapier „asthmatische“ Erscheinungen zustande kamen (s. den Abschnitt über Blutregulation der Atmung).

Ueber die reflektorische Auslösung der Schluckatmungen s. p. 846, 847, 849.

Der Rhythmus und die Tiefe der Atembewegungen scheint bei den Schlangen noch weit größeren Schwankungen, je nach dem Reizzustande usw., zu unterliegen, als bei den Eidechsen (s. z. B. Kahn, 55; die Thoraxlage der Atempausen soll innerhalb weiter, bei *Tropidonotus natrix* bis über 15 ccm auseinanderliegender Grenzen wechseln).

Bei reflektorischer Reizung (z. B. durch Herausnahme der Schlange aus dem Käfig) zeigen die Nattern manchmal bald vorübergehenden Atemstillstand, wogegen die Eidechsen gewöhnlich ruhig weiteratmen.

Neuerdings hat Babák (2) an „schwarzen Leguanen“, *Ctenosaura acanthura*, eine Reihe von Reizwirkungen ermittelt. Insbesondere ist der Einfluß der schonenden Fixierung dieser zahmen Tiere hervorzuheben: es entwickelte sich da im Gegensatz zu der sehr veränderlichen und unregelmäßigen, oft auch in Gruppen vorkommenden Respiration des frei umherlaufenden Tieres ein fast ununterbrochener, weitgehend regelmäßiger Atemrhythmus, der sogar stundenlang gleichmäßig fortgesetzt wurde. Noch regelmäßiger war dieser Atemrhythmus, wenn auf den Kopf des Tieres eine Gummikappe aufgesetzt worden war, welche zur Zuleitung von verschiedenen Gasgemischen diente (s. weiter) und die Augen verbarg; das Aufsetzen der Kappe selbst hatte allerdings eine (auch minutenlang) andauernde Atemeinstellung zur Folge, worauf stärkere und minder frequente, allmählich schwächere und frequentere Respirationen folgten. Auf den Gang des gleichmäßig gewordenen Atemrhythmus eines so vorbereiteten Versuchstieres wirkte Erschütterung der Unterlage, feine Berührung, oder beim Tiere ohne Kappe Einstellen der Hand vor die Augen usw. nur unbedeutend: meistens wurde die unmittelbar folgende Inspiration ein wenig bis auch stark vertieft, die Exspiration verkleinert, höchstens folgten dann, insbesondere bei stärkeren Reizen, zwei, drei so abgeänderte Atemakte, um wieder zu dem vorigen gleichmäßigen Atembilde zurückzukehren. Es besteht also eine Neigung zur Aufblähung des Thorax. — Noch stärkere Reize lösen

Hemmungswirkungen aus: Einstellung des Atemrhythmus meist in der Inspirationsstellung. Wo zweiphasische Atmung vorhanden war, konnte nach der Applikation der Reize dreiphasische Atmung erscheinen (s. oben).

Spezielle Aufmerksamkeit wurde von Babák den reflektorischen Wirkungen des Wasserstoffes (Fig. 143) und Kohlendioxyds (Fig. 146) geschenkt, die mittels der eben erwähnten Kopfkappe dem Tiere zugeleitet wurden. Einstellung und Eröffnung des Luftstromes wurden zur Kontrolle verwendet und gefunden, daß sie kaum merkliche Aenderungen des Atemrhythmus bedingen (allerdings kam nach längerer Einstellung des Luftstromes, wobei das Tier dieselbe Luft aus der Kopfkappe atmete, eine allmähliche Vergrößerung und auch Vermehrung der Atembewegungen zustande, aber dann handelte es sich schon um dyspnoische Einflüsse, worüber p. 836 nachzusehen ist); aber die Einführung eines Wasserstoffstromes wirkte in der Regel ähnlich wie die oben beschriebenen schwachen Reize: es entstanden einige Respirationen mit vertieften Inspirationen und verkleinerten Exspirationen, oft auch eine deutliche Vermehrung der Atmungen (nachher kehrte der normale Rhythmus zurück, oder es folgte ein fließender Uebergang zu den schon deutlich zentral bedingten, fortschreitend anwachsenden Atemakten). Reflektorische Wirkungen des Kohlendioxyds waren zuweilen schon bei 1 Proz. deutlich wahrnehmbar; der Atemrhythmus wurde deutlich beschleunigt, dann folgten normale oder etwas (bis auch stark) gedehnte, oder sogar zweiphasische Exspirationen, mit bis einige Sekunden dauernden interexspiratorischen Atempausen; im weiteren Atembilde läßt sich schon schwer (insbesondere bei mehr als 10 Proz.) die reflektorische und die zentrale Einwirkung unterscheiden. Stärker wirken in gleicher Richtung 1,5 Proz. CO_2 (bis auch 2 Proz.), wobei auch schon eine allgemeine exspiratorische Tendenz am Atemrhythmus erscheint, indem die nacheinander folgenden Exspirationen stärker sind als die entsprechenden Inspirationen: dieses Verhalten wird bei starken Konzentrationen ganz auffällig, um aber weiter, sobald die zentrale Kohlendioxydeinwirkung sich betätigt, verdeckt zu werden. — Bei 2 Proz. und höheren Proz. erfolgt unmittelbar nach Beginn der Einwirkung ein Hemmungseffekt, besonders bei stärkeren Konzentrationen sehr auffällig (Atempausen, unbedeutende seltene Atemexkursionen usw.), bei 10 Proz. und mehr kommen unregelmäßige Reaktionen des Atemapparates, angestrengte Exspirationsbemühungen, allgemeine Unruhe zum Vorschein, aber später erlangt die erregende zentrale Wirkung die Oberhand (bei schon anästhesierender peripherer Beeinflussung), s. p. 838.

Bei den freien Alligatoren, wo ein sehr regelmäßiger periodischer Atemrhythmus vorkommt, werden gewisse Zeit nach einer Atemgruppe applizierte Reize wirkungslos gefunden („refraktäre Phase“ der Atemzentrumtätigkeit). Bei künstlich veranlaßtem, beständig rhythmischem Atemtypus — wie er beim (fixierten) Tiere nach Aufsetzen einer Respirationskappe vorkommt (Fig. 157) s. Babák (3) — bewirkt mechanische Reizung der Haut Veränderungen der Höhe und Frequenz der Atemakte, Verschiebung der Ruhepausenlagen, Verschwinden der gespaltenen Exspirationen (Fig. 156) usw.

Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Thoraxatembewegungen. Thermische Polypnoë.

Die reflektorischen Wirkungen der (insbesondere lokal beschränkten) Kälte- und Wärmereize wurden bisher allem Anscheine nach noch nicht untersucht, sondern nur das Verhalten bei mehr oder minder konstanten Temperaturen.

Ueber die Verlangsamung der Atemfrequenz in der Kälte und Vergrößerung in der Wärme wird nach P. Berts kurzer Erwähnung ausführlicher bei Siefert (81) berichtet. Starke Abkühlung (bis 0°) soll ganz ähnliche Erscheinungen bei den Eidechsen hervorbringen, wie bei der „Gasdyspnoë" (soll wohl heißen: bei fortgeschrittener Erstickung) „oder Anämie, nur mit dem Unterschied, daß unter diesen Umständen die konkomitierenden Atembewegungen des Kopfes etc. fehlen".

Für die Wärmeeinwirkung legt Siefert Gewicht auf die Unterscheidung zwischen „Wärmedyspnoë" und „Gasdyspnoë" (d. h. Wirkung der Erstickung): es soll nirgends bei den Warmblütern die Differenz zwischen diesen beiden Erscheinungen so deutlich hervortreten wie bei den Reptilien. Durch die Wärme wird die Atmung bei Verminderung der Tiefe sehr erheblich beschleunigt (bis fünfmal gegenüber der Norm), während Sauerstoffmangeldyspnoë und Kohlensäureeinwirkung durch eine allmählich fortschreitende Lähmung und Erregbarkeitsabnahme der zentralen Apparate charakterisiert sein soll. Diesen Einfluß der Wärme kann man nach Siefert kaum auf eine durch den erhöhten Stoffwechsel bedingte Kohlensäureanhäufung zurückführen; mit Recht spricht er da von der Folge einer „Steigerung der zentralen Nervenfunktionen" in dem erwärmten Zentralnervensystem. — Ueber die Kombination von „Wärme- und Gasdyspnoë" in Sieferts Versuchen s. p. 835.

Von besonderem Interesse sind in vergleichend-physiologischer Hinsicht neuere Erfahrungen über die „thermische Polypnoë" der Wüstenreptilien; dieses Thema haben Langlois (60—63, teilweise mit Pellegrin, 64) und Couvreur (mit Gautier, 22, 23) bearbeitet. Obwohl diese Erscheinung als eine spezielle ökologische Anpassung der Atemzentrentätigkeit auftritt, müssen wir sie im allgemeinen Teile erwähnen, weil es sich eben um hervorragende Funktionsabänderungen in den zentralen Atemmechanismen zu handeln scheint.

Langlois (60, 61) hat zuerst bei *Varanus arenarius* und *Uromastix acanthirinus* bei Erwärmung von 10 bis 38° die Vermehrung der Respirationen von 10 auf 60—80 beobachtet, was — können wir beifügen — der RGT-Regel der chemischen resp. biochemischen Vorgänge entspricht ($Q_{10} = 2-3$); aber zwischen 38° und 39° C traten etwa 320 Atembewegungen in 1 Minute auf, worin sichtlich ein spezieller Schutzmechanismus, d. h. eine Abwehreinrichtung gegen Ueberhitzung des Körpers zu erblicken wäre: denn es wird auf diese Weise die Wasserverdunstung gefördert, so daß z. B. auf 1 kg Gewicht in 1 Stunde der Wasserverlust 8 g beträgt; bei 50° wurde im Rectum 43,8° gemessen; mit der Erscheinung der Polypnoë hörte die Temperatur des Körpers auf rasch zu steigen. Der Autor hat diese Reaktion für reflektorisch vom Kopfe aus ausgelöst gehalten; die Wärmestrahlen müssen den Kopf treffen; wird aber dieser verhüllt, so wird die Polypnoë gleich gelindert (die Einhüllung des übrigen Körpers ist wirkungslos), später allerdings, wenn volle Polypnoë entwickelt ist und die Wärme konstant gehalten wird, dauert die Frequenzsteigerung der Atembewegungen auch nach Einhüllung des Kopfes an: es ist da eine „polypnée centrale" vorhanden. Nachher hat Langlois (62) auch bei *Agama colonorum* ein ähnliches Verhalten nachgewiesen, „le point critique" liegt bei 38,5° C (die Verminderung des Luftdruckes um 100 mm Hg erniedrigte die Frequenz von 140 [bei 39,5° C] auf 90). — Mit Pellegrin (64) konnte der Verf. diese „thermische Polypnoë" bei den Wasserreptilien (Krokodilen) nicht nachweisen, die Erhöhung der Körpertemperatur auf 39° C war tödtlich; die Wasserverdunstung soll gering sein (etwa 2 g pro 1 kg 1 Stunde). Auch Babák (3) hat

bei Erwärmung des Kopfes von Alligatoren keine „thermische Polypnoë“ beobachtet, die Zahl der Atemakte stieg ($Q_{10} > 2$) nach der RGT-Regel, ebenso die Zahl der Kehloscillationen (z. B. 20° C eine Gruppe von 2 Atemakten in 3—7 Minuten, dazwischen 40—60 Kehloszillationen in 1 Minute; bei 28° C eine Atemgruppe in $1/_2$—$1^1/_2$ Minute, 70—90 Kehloszillationen in 1 Minute); die Zahl der Lungenatmungen wurde bis viermal vergrößert, dann aber traten Quakbewegungen als Zeichen des Unwohlseins auf, das Maul wurde offen gehalten, es entstand Unruhe usw.

Beim Chamäleon fanden Couvreur und Gautier (22), indem sie die Thoraxbewegungen zählten, angeblich „keine thermische Polypnoë“. Bei 20° war eine Respiration in 1 Minute, bei 37° (nachdem das Tier 8 Minuten der Temperatur von 50° ausgesetzt worden war) $2^1/_4$; wurde der Kopf 5—6 cm weit vom Brenner gehalten, so öffnete das Tier in 7 Minuten den Mund und streckte bei Zitterbewegungen die Zunge hervor; die Zahl der Atemzüge war 28 in 1 Minute!

Die ganze Frage ist bisher nicht geklärt. Langlois bemerkt, daß bei der Polypnoë die Flankenbewegungen „inappréciables“ zu sein pflegen, während „oben, nicht nur bei der Zunge“, die Luftwege ausgiebig sich bewegen. Sollte es sich also um Schluckatmungen handeln? (S. p. 846.) Die von J. v. Fischer (s. bei Werner, 89) gegebene Schilderung des Benehmens von *Uromastix Hardwickei* (bei 34° C „sucht er den Schatten, sperrt das Maul weit auf und atmet rasch wie ein Hund an heißen Sommertagen“) läßt sogar nur auf Kehloszillationen schließen. Doch wäre bei Couvreur eigentlich, trotz seiner Schlußfolgerung, die Polypnoë der Lungenatembewegungen nachgewiesen. Erst erneute systematische Untersuchungen werden diese interessanten Verhältnisse klären. Auch der Mechanismus der thermischen Polypnoë erfordert eine eingehende Erforschung; Langlois denkt hauptsächlich an reflektorische Vermittelung (insbesondere durch Trigeminusbahnen), Couvreur hält ihm aber die zentrale Wärmewirkung entgegen. — Auch ist eine Erweiterung der diesbezüglichen Untersuchungen auf mehrere in verschiedenen Verhältnissen lebende Lacertilier, sowie andere Reptilien vonnöten (nach Langlois tritt bei den Landschildkröten um 38° C eine Vergrößerung der Wasserverdunstung vermittels Salivation ein).

Der Winterschlaf und die Atembewegungen.

Der Winterschlaf der Reptilien ist wahrscheinlich ein eigener Lebenszustand; das Verhalten des bloß abgekühlten und des im eigenen Winterschlafe befindlichen Reptils ist wohl verschieden. Es sind aber bisher darüber und insbesondere über die Atembewegungen nur wenige Erfahrungen vorhanden.

Nach Couvreur (14) soll eine in der Kälte „schläfrige“ *Lacerta ocellata* langsamen Atemtypus, aber zugleich wesentlich abgeänderten Verlauf der Atembewegungen aufweisen. Nach jeder Inspiration besteht eine 4—5 Sekunden dauernde Pause, dann folgt eine volle, nicht unterbrochene Exspiration. Bei der Erweckung soll sich der Atemrhythmus allmählich ändern; die inspiratorischen Pausen werden kürzer und die Exspiration wird in zwei Phasen gespalten. S. auch oben bei Langendorff (59) über *Anguis*.

Nach Siefert (81) sind beim Erwachen aus dem Winterschlafe zuerst meist kaum merkliche Kehlbewegungen sichtbar, dann folgen die ersten schwachen Atemzüge ohne „aktive Inspirationsphasen“, welche später erscheinen, wenn die Tiere die Augen öffnen und auch der Cornealreflex sich einstellt. Es erscheinen auch reflektorische Atemzentrumbeeinflussungen, und zwar zuerst fast ausschließlich bei den Kehlbewegungen. Auch sonst wird das Kehlatmungszentrum durch leichte Haut- und Vagusreize leichter beeinflußt als das „eigentliche“ Atemzentrum.

Fano (30, 31) hat bei winterschlafenden Schildkröten (Fig. 140) periodische Atmung beobachtet, allerdings von unregelmäßigem Verlauf hinsichtlich der Zahl der Atemzüge und der Dauer der Gruppen und der Pausen (s. auch p. 842).

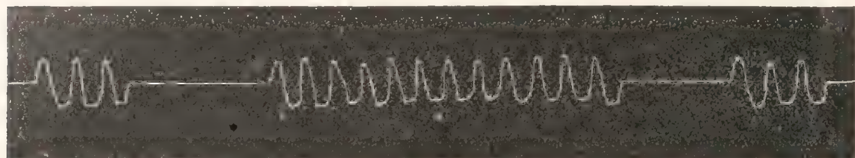


Fig. 140. Periodische Atmung der winterschlafenden Schildkröte. (Nach Fano aus Luciani, 65.)

Ueber die Beziehung des Vagus zu den Thoraxatembewegungen.

An erster Stelle ist P. Berts (6) Angabe bei Schildkröten zu erwähnen, bei denen die Atemkurven von der Trachea aus registriert wurden (sogar einige Tage lang nach der Vagotomie). Die beiderseitige Vagusdurchtrennung hatte im ganzen eine Vertiefung und Dehnung der einzelnen Atemakte zur Folge, obwohl an den einzelnen folgenden Tagen ein dem Grade nach verschiedenes Verhalten beobachtet wurde; im ganzen schließt der Autor, daß die stärkste Wirkung unmittelbar nach der Operation zu verzeichnen ist, um weiter sich zu vermindern, was er den Verhältnissen bei Säugetieren gegenüberstellt; die erwähnte allmähliche Besserung ist aber aus den beigelegten Kurven nicht zu ersehen, und Siefert (81) hat in seinen Vagotomieversuchen bei Schildkröten keine fortschreitende Besserung der Atembewegungen sicherstellen können. Couvreur (21) sah nach der Vagotomie keine auffällige Verlangsamung; bei Reizung des ganzen Vagus oder des zentralen Stumpfes folgte Inspiration; wenn dieselbe vorhanden war, so dauerte sie weiter. Im Grunde Aehnliches berichtet Couvreur (13) für die Krokodilier (s. im spez. Teile).

Bei den Schlangen hat P. Bert bei der galvanischen Reizung des Vagus völlige Ateneinstellung in der Inspiration und auch in der Exspiration erhalten (wobei das Tier völlig unbeweglich war); in einem Falle verblieb die Schlange 4 Minuten in leichter Inspiration aufgebläht (der rechte Vagus hat, obwohl die rechte Lunge stark reduziert ist, dieselbe Wirkung wie der linke).

Siefert hält Versuche an Schildkröten für ungeeignet zur Entscheidung der Frage über die Bedeutung des Vagus für die Respiration der Reptilien, da schon in der Norm erhebliche Unregelmäßigkeit der Atmung hier vorhanden ist, und legt Gewicht auf die Erforschung der Eidechsen (er schildert daselbst ausführlich die Präparation des Vagus p. 376—381).

Als unmittelbarer Effekt der einseitigen Vagotomie ergibt sich hier regelmäßig eine oft sehr lange Pause, die sich durch starke sensible Reize unterbrechen läßt, indem hierdurch eine einmalige rasche Atembewegung ausgelöst wird; nach der Pause (oft 1 Minute) folgen meist noch in unregelmäßigem Rhythmus verlangsamte Atemzüge, wobei aber die „aktiv exspiratorische“ (s. p. 816) Teilphase in Weg-

fall kommt (nicht, wie es sonst bisweilen normal vorkommt, die „aktiv inspiratorische“). Bei späteren normalen Atembewegungen bleibt die sehr geringe Frequenz derselben bestehen; die inspiratorische Phase erscheint oft längere Zeit verzögert. Endlich erfolgt restitutio ad integrum (am 2. bis 5. Tage), wohl dadurch, daß regulatorische Vorgänge den ausgeschalteten Vagus ersetzen.

Nach doppelseitiger Vagotomie treten dauernde Ausfallserscheinungen hervor. Die Form der Atemzüge stimmt fast vollkommen mit derjenigen nach einseitiger Durchtrennung überein, aber es kommen auffallend lange Pausen zustande (bis dreimal so lange wie nach einseitiger Vagotomie); kurze Zeit nach der Operation folgen oft zwei, drei Atembewegungen rasch aufeinander, worauf dann die Atempause um so gedehnter erscheint.

Bei zentraler Vagusreizung (bei erhaltenem Vagus der anderen Seite) hat SIEFERT durch verschieden starke Ströme, unabhängig von der Individualität und Stimmung des Zentralnervensystems, als konstantes Ergebnis bei Eidechsen sowie Schlangen eine in der Regel sehr ausgeprägte Einstellung (Fig. 141) des Thorax „in Kadaverstellung“



Fig. 141. Reizung des zentralen Vagusstumpfes einer linksseitig vagotomierten Eidechse (nach SIEFERT, 81, verkleinert). Mittelstarke Induktionsströme. Nach der Durchschneidung war in diesem Falle die Frequenz fast unbeeinflußt, bei *a* Reiz im Verlaufe der Exspiration appliziert, koupiert die letztere bis *b* (Ende der Reizung).

(s. p. 816) gesehen, wodurch sich die Reptilien von den homoiothermen Wirbeltieren auffällig unterscheiden, wo man niemals mit Sicherheit eine bestimmte Wirkung der Vagusreizung erwarten kann. (Ueber den Einfluß der Vagusreizung auf die Kehloszillationen s. p. 849.)

Sonst würde Ausschaltung und Reizung der Vagi fast denselben äußeren Erfolg haben.

Zuweilen hat SIEFERT bei der Reizung des zentralen Vagusstumpfes mit dem unterbrochenen Kettenstrom sehr ausgeprägte exspiratorische Erhebungen der Atemkurve erzielt, wonach allmähliche Rückkehr zur Ruhelage erfolgte, bei der Oeffnung des Stromes aber eine tiefe Inspirationsbewegung erschien, welche sich vielleicht als nach dem Abklingen der Erregung exspiratorischer Fasern hervortretende Reizwirkung begreifen ließe.

SIEFERT hat, allerdings ohne ganz eindeutigen Erfolg, versucht bei den Eidechsen Untersuchungen nach Analogie der HERING-BREUERschen an Säugetieren durchzuführen.

Im Sinne der Selbststeuerungstheorie derselben könnte man vielleicht die deutliche inspiratorische Oeffnung des Kehlkopfes bei jeder Aussaugung deuten, wenn sie regelmäßiger auftreten würde. Nach der Aufblähung kommt gewöhnlich andauernde Hemmung zustande, welche oft noch erhebliche Zeit nach Sistierung der Lungendehnung anhält; einmal trat eine beträchtliche Atmungsbeschleunigung auf, die durch reine Exspirationsbewegungen ohne anschließende aktive Inspiration ausgezeichnet war.

Ueber die Kombination der Vagotomie und Mittelhirnabtrennung s. in dem Abschnitte über die Beziehung des Gehirns zu den Atembewegungen.

Was die Innervationsverhältnisse des Kehlkopfes betrifft, so liegen da Sieferts Ergebnisse vor, der auch Heinemanns Angaben einer Kritik unterwirft.

Heinemann (53) ließ sich durch seine Versuche am Frosch, wo nach der Vagusdurchschneidung die Glottis dauernd verschlossen bleibt, zur Verallgemeinerung dieses Befundes auch für die Reptilien verleiten. Nach Siefert aber besteht die Kadaverstellung des Larynx bei den Eidechsen in der Oeffnung des Aditus laryngis: derselbe ist zuweilen nur als ein schmaler Spalt bemerkbar, aber gewöhnlich ganz deutlich sichtbar. Wenn man ein Tier nach der Durchschneidung der Nn. IX und X. mittels der Kopfkappe mit einer Registriervorrichtung verbindet, so erfolgen während des leichtesten Druckes auf den Thorax entsprechende Schreibhebelbewegungen, während es bei einem normalen Tiere, welches in langen Pausen atmet, während eines Ruhestadiums nur ganz ausnahmsweise gelingt (und auch hier wahrscheinlich nur infolge schon eingetretener spontaner Glottiseröffnung), durch möglichst kräftige Thoraxkompression den Widerstand am Kehlkopfeingange zu überwinden. — Nach der Freipräparierung des Kehlkopfes von der Zunge und dem Zungenbeine und nach der Lösung der Trachea von ihren bindegewebigen Verbindungen mit den Nachbarorganen wird ebenfalls eine Oeffnungsstellung der Glottis beobachtet, allerdings nicht dauernd gleich, sondern im Rhythmus der Atembewegungen bald erweitert, bald etwas verengert: durch diese Manipulation wird einerseits der M. compressor von seinem Ursprunge am Hyoidapparat abgetrennt, andererseits ein Vagusast (nach Fischer, trotz seines weitaus häufigeren Ursprunges aus dem Glossopharyngeus) durchschnitten, der dem N. laryngeus inferior der höheren Wirbeltiere entspricht und dilatierende Fasern enthalten soll; die konstriktorischen verlaufen im N. laryngeus superior. — Der Glottisschluß läßt sich auch durch Reizung der Larynxschleimhaut erzielen, was sich offenbar leichter durch die Annahme einer reflektorischen Erregung des M. compressor, als durch eine reflektorische Hemmung der Kontraktion des M. dilatator erklären läßt.

Ueber Glottisbewegungen während der Respiration s. schon p. 814.

Neuerdings hat François-Franck (44) Untersuchungen über die Bedeutung der Vagi für die Respiration wieder aufgenommen. Bei Schildkröten, deren (Lungendruck sowie) Druckverhältnisse in der Leibeshöhle und Bewegungen an der Basis der Extremitäten aufgezeichnet wurden, hat die Ligatur des Vagus nach einer anfänglichen inspiratorischen Reaktion Einstellung der Atmung in halber Exspirationslage zur Folge; nach verschieden langer Pause erscheinen dann zuerst schnelle, weiter verlangsamte Atmungen, bis eine definitive, die Vagotomie auch sonst charakterisierende Verlangsamung zustande kommt, bedingt durch anwachsende Vergrößerung der „interexspiratorischen“ Pausen. Aehnlich wie der mechanische Reiz der Ligatur wirkt die elektrische Reizung des zentralen Vagusstumpfes, wobei allerdings die Dauer der Atemeinstellung sich nach der Dauer der Reizapplikation richtet: nach Unterbrechung der Reizung kehrt rasch die Respiration mit einer Inspiration zurück. — Ueber die Wirkung der peripheren Reizung auf die Lungen siehe ausführlich den weiteren Abschnitt; zugleich aber wird (während der andere Vagus durchschnitten ist) der allgemeine Atemmechanismus abgeändert: es erscheint längere und stärkere Exspiration, nachher mehr oder minder tiefe und gedehnte Inspiration (je nach dem Charakter

der vorhergehenden Exspiration); dieser Effekt läßt sich durch die lungenkonstriktorische Wirkung der peripheren Vagusreizung erklären: die kontrahierte Lunge widersteht der Inspiration, um, erschlafft, nachher dem „effort inspiratoire général“ zu unterliegen. — S. auch MARCACCI (66) im spez. Teile.

Bei der Eidechse (*Lacerta ocellata*) hat FRANÇOIS-FRANCK (45) seine volle Aufmerksamkeit nur den Einwirkungen des Vagus auf die Lungenbewegungen geschenkt (s. den weiteren Abschnitt).

Ueber die Beziehung des Gehirns und Rückenmarks zu den Atembewegungen.

SIEFERT (81) hat die Beziehung der einzelnen Gehirnteile zur Atemtätigkeit durch Exstirpationen der proximalen Gehirnabschnitte klarzulegen gesucht.

Bezüglich der Methodik verweisen wir auf seine ausführliche Abhandlung; wir heben nur hervor, daß er nach den ersten Erfahrungen zwischen der Trepanation und Exstirpation mit Erfolg mehrere Stunden verstreichen ließ; die andere Methode, bei der er den ganzen vorderen Schädelteil mit den entsprechenden Gehirnteilen entfernte, scheint uns viel zu grob zu sein.

Nachdem die verschiedenartigsten Unregelmäßigkeiten, die als Reizungserscheinungen aufzufassen sind, abgeklungen waren, kam ein außerordentlich konstanter Atemtypus zustande. In erster Linie macht sich eine dauernde Steigerung der Atemfrequenz bemerkbar, die der Steigerung der Reflexerregbarkeit nach Entfernung der Großhirnhemisphären analog ist. Gelegentlich werden längere Reihen normaler Respirationen (sogar ohne Ruhepausen) in ziemlich regelmäßigen Intervallen von ganz abweichenden Atmungen unterbrochen, worauf eine längere Atempause folgt.

Nach Rückenmarksdurchschneidung unter der Oblongata hat LANGENDORFF (59) zuerst vollkommenen Atemstillstand gesehen, aber dann soll ein ganze Stunden dauernder Rhythmus bestanden haben; er wird als weit langsamerer gegenüber der Norm beschrieben (in $^1/_2$ bis 1 Minute); im Laufe von 5—10 Sekunden steigt die Exspiration zum Maximum an, die Inspiration ist anfangs schnell, geht dann allmählich in die Pause über; sofern sie vor der Pause nicht das Maximum erreicht hat, erscheint vor der Exspiration noch eine geringe Inspirationsbewegung, welche auch mit bloßem Auge sichtbar ist. LANGENDORFF hat dies als automatische spinale Atmung aufgefaßt. — Auch BENETT DOWLER soll nach BROWN-SÉQUARD (s. SCHIFF, 77, p. 4) nach der Durchschneidung des Halsmarkes bei Alligatoren „Rumpfatmung“ gesehen haben; SCHIFF hat aber bei Eidechsen (*L. viridis*, *L. agilis*) keine Rumpfatmung beobachtet (ebenso nicht an zwei *Emys lutaria*). Neuerdings ist FRANÇOIS-FRANCK (40) zu gewissen Ergebnissen gelangt, welche an „Rückenmarksatmung“ erinnern: nach der Durchschneidung des Rückenmarks unterhalb des Bulbus beim Chamäleon wird die Respiration eingestellt, aber nach Insufflation erscheinen einige Atembewegungen wieder (Fig. 142), welche als spontane durch die Tätigkeit der spinalen Atemzentren bedingte Atemakte angesehen werden

könnten. Es sind hier und auch bei anderen Reptilien eingehende Untersuchungen wünschenswert (s. noch weiter Siefert und Bickel).

Siefert berichtet, daß bei sukzessiver Durchschneidung der Oblongata von vorn nach hinten an einer Stelle die Kehlbewegungen plötzlich verschwinden, während die Rippenatmung noch fortbesteht. Gegenüber Langendorff hat Siefert aber nicht in einem einzigen Falle hoher Rückenmarksdurchtrennung eine automatische Spinalatmung gesehen; nur hier und da kamen ruckweise Thoraxzusammenziehungen und -erweiterungen vor, welche aber nicht durch aktive Rippenbewegung, sondern durch das rhythmische An- und Abschwellen der Lungen (s. p. 852) bedingt waren und nach einem Einschnitt in die Trachea sofort und definitiv verschwanden, sonst aber von der von Langendorff beschriebenen Spinalatmung durchaus verschieden waren. Die Kopfatmung dauerte unter dem Bilde rhythmischer Bewegungen des Kehlkopfes weiter (es erschien Druck- oder Schluckatmung?). — Siefert „sieht sich leider gänzlich außer stande", die von Langendorff „von der Trachealkanüle aus" (also unabhängig von den Schluckatmungen) aufgezeichneten „Atemkurven", die sich so auffällig in ihrem Verlaufe von den normalen

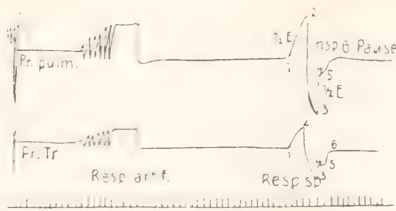


Fig. 142. Atmung des Chamäleons nach der Durchtrennung des Zentralnervensystems unterhalb der Oblongata (nach François-Franck, 40). Während der nach der Operation andauernden Atemeinstellung wird bei *Resp. artif.* (2 — 3 Sekunden) künstliche Ventilation eingeleitet. *Pr. pulm.* Druckschwankungen in der Lunge, *Pr. Tr.* in der Luftröhre: nachher erscheinen immer mehrere spontane Atemakte (*Resp. sp.*) von ganz normalem Charakter.

Thoraxatmungen unterscheiden, zu erklären. Kahn (55) hat gezeigt, daß auch nach Eröffnung des Thorax diese rhythmischen Volumschwankungen der Lungen fortdauern, und zwar auch bei tracheotomierten Tieren: es handelt sich also nicht um passive Schwankungen der Lungen, durch Schluckatmung hervorgebracht, sondern um aktive rhythmische Zusammenziehungen der Lungen, gefolgt von passiver Ausdehnung derselben durch die gespannten Aufhängebänder (deren stärkstes an der unteren Lungenspitze sich ansetzt). Es ließ sich weiter zeigen, daß die Lungenkontraktion im Augenblicke des Beginnes der Luftbewegung durch Schluckatmung beginnt.

In Hinsicht auf die Lehre von der autochthonen Tätigkeit des Atemzentrums in der Oblongata (p. 841) ist folgende Versuchsanordnung Sieferts von Bedeutung. Er hat beide Vagi durchschnitten, das Rückenmark in der Höhe des vierten Brustwirbels durchtrennt, die Haut vom Rumpfe entfernt und durch einen im Niveau der unteren Brustapertur geführten Schnitt die ganze hintere Hälfte des Tieres abgetrennt, dann nach Resektion des Brustbeines die Lungen und übrigen Eingeweide entfernt: trotz alledem wurde der Atmungstypus keineswegs erheblich verändert; nach der Entfernung von Groß- und Mittelhirn wird die Atmung außerordentlich verlangsamt (die Pausen dauern bis über 2 Minuten lang), wobei aber die einzelnen Atemzüge durchaus normal bleiben. Es läßt sich

allerdings nicht bestimmen, inwieweit hier die Hemmungserscheinungen sowie später auch die ungenügende Versorgung des Gaswechsels der Oblongata mitspielen.

SIEFERT macht auf die auch an einem sonst intakten Tiere zutage tretende auffällige Atemverlangsamung nach kombinierter Vagusdurchschneidung und Mittelhirnabtrennung aufmerksam, im Vergleiche mit dem kleineren gleichsinnigen Effekt der alleinigen Vagotomie und sogar der Atembeschleunigung nach der alleinigen Mittelhirnabtrennung; ähnliche Erscheinungen kommen auch bei den Säugetieren vor. [Während LANGENDORFF (A. f. P. 1888) die zuweilen hervortretenden Atemkrämpfe für eine Folge der Reizung der durchtrennten Hirnbahnen hält, faßt MARCKWALD (Z. f. B. 23) die angeblich stets vorkommenden Atemkrämpfe als primitive Tätigkeit des Atemzentrums auf, welche erst durch die Vagi und die oberen Hirnteile zu regelmäßiger Rhythmik verarbeitet werden soll; SIEFERT neigt zur letzteren Auffassung.]

In STEINERS (83) vergleichenden Untersuchungen wird im Abschnitte über Reptilien nur kurz angegeben, daß nach Entfernung des vorderen Teiles des Nackenmarkes die Atmung nicht geschädigt wird (*Lacerta viridis*).

Nach Entfernung des Vorderhirns soll sich *Emys europaea* (und *Testudo graeca*) nach BICKEL (7) im ganzen normal verhalten; im seichten Wasser am Boden sitzend, erhebt *Emys* von Zeit zu Zeit den Kopf über den Wasserspiegel, um Luft zu schöpfen, im tiefen Wasser schwimmt sie an die Oberfläche. Auch noch nach Exstirpation des Mittelhirns sollen die Bewegungen zum Atemholen im Wasser vollständig erhalten sein (eine kleine Weile nach dem Luftholen steigen aus ihren Nasenlöchern oder ihrem Maule Gasblasen im Wasser nach oben auf). — Nach der Durchtrennung zwischen Oblongata und Rückenmark soll Atmung bestehen, wobei aber der Autor nichts Näheres über die Art der Atmung angibt. — Bei elektrischer Reizung der Hemisphären traten „Veränderungen in der Atmung" auf; bei Applikation von Essigsäure wurden bei zwei Tieren eigentümliche Stimmlaute gehört.

Bei DUCCESCHI (28) haben wir eine gelegentliche Beobachtung an einer Tejide, *Tupinambis tequexin*, von etwa 102 cm Länge gefunden, wo (in der Kälte) in „Aktivitätsperioden" 4—6 Atemzüge in 1 Minute unregelmäßig verteilt vorhanden waren; bei der Reizung der Geruchsregion des Gehirns wurden in der Pause 10—15, ja sogar 40 Respirationen in 1 Minute (je nach der Intensität des Reizes), während der Atmung Vermehrung, aber oft Verkleinerung der Amplitude hervorgerufen. (Von den oberen Hemisphärenbezirken erhielt er Atemreaktionen nur bei so starken Strömen, daß es sich wohl schon um Ausbreitung der letzteren auf die Nachbargebiete gehandelt hat.)

Ueber die Blutregulation der Atembewegungen.

Ueber DANILEWSKIS (24) Beobachtung an einer „hypnotisierten" Eidechse haben wir schon p. 824 berichtet. Es läßt sich vermuten, daß hier vorwiegend reflektorische Einflüsse im Spiele waren; es wurde kein Versuch gemacht, um die letzteren und die Wirkungen der Blutfaktoren auseinanderzuhalten.

Fano hat bei Luciani (65) nach Exstirpation des Herzens bei einer großen griechischen Schildkröte die Atmung nicht mehr rhythmisch, sondern in Gruppen, die durch lange Pausen voneinander geschieden waren, weitergehen sehen. Bei winterschlafenden, überhaupt periodisch (allerdings unregelmäßig) atmenden Schildkröten wurde nach Einstellung des Kreislaufes die Periodik auffälliger (indem die Pausen sich verlängerten und die Gruppen kürzer wurden). Auch bei Einatmung von Wasserstoff oder Stickstoff wurde die periodische Atmung fortgesetzt, eine Dyspnoë fehlte vollständig, die Zahl der Atemakte in der Zeiteinheit wurde sogar geringer. (Das Tier hielt 2 Tage lang in reinem Stickstoff aus.) Die Kohlensäure rief nur in einzelnen Fällen eine Andeutung von Dyspnoë hervor, aber nur für kurze Zeit. Stets wurden die Pausen bald länger, die Atemzüge der Gruppen spärlicher und seltener. Eine Sumpfschildkröte atmete durch 36 Stunden 18 l Kohlenoxyd und konnte nachher noch wieder zum Leben gebracht werden. — Ob und welche dyspnoische Erscheinungen bei normalen Schildkröten auftreten, wird nicht berichtet.

Nachher hat Aronson (1) (bei Langendorff) versucht, vermittels künstlicher Durchlüftung der Lungen bei *Testudo graeca* eine Apnoë herbeizuführen (Trachealkanüle). Nach 2—5 Minuten dauernder künstlicher Ventilation bestand derselbe Atemtypus wie sonst, während unter derselben Versuchsanordnung beim Kaninchen Apnoë hervorgerufen wurde.

Bei der Durchleitung von Wasserstoff durch ein mit doppelt durchbohrtem Gummistöpsel verschlossenes Glasgefäß beobachtet man nach Siefert an der Eidechse zuerst völlig normale Atmung (höchstens könnte man Gruppen von ungleich kräftigen Respirationen. durch längere Pausen getrennt, für Anfänge der Dyspnoë halten). Allmählich werden die Atemzüge schwächer und die Atempausen länger, das Tier liegt mit geschlossenen Augen am Boden, aber zuweilen richtet es sich an den Wänden des Gefäßes empor, welche Fluchtversuche von raschen Atembewegungen begleitet werden, bei den Inspirationen wird zuweilen das Maul weit aufgesperrt (es wird das ähnliche Verhalten der Frösche erwähnt); die Atempausen werden länger; es erscheinen Krämpfe der langen Hals- und Rückenmuskeln, wodurch auf eine Weile der Kopf nach rückwärts gezogen wird; auch energische „Schluckatmungen“ kommen vor, und zwar in wachsender Anzahl, so daß schließlich bis 5—10 Kehlbewegungen sich zwischen zwei Brustkorbbewegungen einschieben. Nach etwa 1 Stunde werden die Atmungen sehr verflacht, die Pausen dauern 1—2 Minuten, auch die Anzahl der Kehlbewegungen wird verringert, die Muskelkrämpfe verschwinden, selbst reflektorisch kann man Atembewegungen nicht mehr hervorrufen. In der Luftatmosphäre erscheint eine tiefe Inspiration, von einer langen Pause gefolgt, allmählich werden die Respirationen frequenter, die „Schluckbewegungen“ fallen allmählich fort, nach wenigen Minuten wird die Atemfrequenz so hoch, daß man sogar über 40 Lungenventilationen in der Minute zählen kann, wobei das Tier sehr unempfindlich gegen äußere Reize ist.

Nach dieser Schilderung scheint es, daß die Sauerstoffmangeldyspnoë bei Sieferts Versuchstieren insbesondere bei der Erholung aus der Sauerstoffmangelparese auffällig war, ähnlich wie

dies auch für die Amphibien (764) gilt, während in den eigentlichen Erstickungsversuchen das Atembild nicht deutlich dyspnoisch ist: aber Siefert hat seltsamerweise den auffälligen Unterschied im Verhalten während der Erholung von der Erstickung nicht gewürdigt und auf Grund des Verhaltens bei der Erstickung den Schluß gezogen, daß ähnlich wie bei dem übrigen Zentralnervensystem auch bei dem Atemzentrum der Poikilothermen dyspnoische zentrale Reizerscheinungen überhaupt fehlen oder sich wenigstens nicht merklich äußern.

Nach Siefert werden ganz ähnliche Erscheinungen wie bei der Erstickung auch in einer Kohlensäureatmosphäre beobachtet, nur daß sich hier die Erscheinungen der „Dyspnoë" schneller entwickeln sollen. Es ist zu bemerken, daß Siefert das Wort „Dyspnoë" nicht im Sinne der vermehrten und vertieften Respirationen bei Reizung durch den Sauerstoffmangel oder durch den Kohlensäureüberschuß im Blute anwendet, sondern gleichwertig mit „Erstickung" bei Sauerstoffmangel, oder „Narkose" bei Kohlensäurewirkung; als „Dyspnoë" bezeichnet er da sogar die Verminderung des Atemgeschäftes; da er aber wieder auch von einer Wärmedyspnoë spricht, wo es sich um Vermehrung der Atemtätigkeit handelt, so will er mit „Dyspnoë" im allgemeinen eine Aenderung des Atemgeschäftes bezeichnen.

Die Reizerscheinungen sind nach Siefert bei weitem nicht so auffallend wie bei den Säugetieren und Vögeln; man sieht niemals heftige tonische und klonische Krämpfe. Das Atemzentrum scheint später seine Erregbarkeit einzubüßen, als die spinalen Zentren; während Reflexe der Extremitätenmuskeln nicht mehr eintraten, konnten reflektorische Atembewegungen ausgelöst werden.

An dieser Stelle sind auch Sieferts Angaben über die Folgen der Einstellung der Zirkulation insbesondere durch Ausschneiden des Herzens anzuführen: es sollen da noch lange ganz regelmäßige Atembewegungen beobachtet werden; keine Reizwirkungen werden erwähnt: es läßt sich angeblich immer nur eine zunehmende Verlängerung der Atempausen bei gleichzeitiger Abschwächung der einzelnen Respirationen bis zum völligen Verschwinden konstatieren; im ganzen überleben die Eidechsen diese Operation kaum länger als 1 Stunde, während sie einer einfachen „Gasdyspnoë" (= Erstickung) bedeutend länger widerstehen (s. Amphibien). Periodische Atmung wurde niemals beobachtet.

An dieser Stelle verdient eine gelegentliche Beobachtung Kahns (55) angeführt zu werden, der gemäß nach einem 20 Minuten dauernden reflektorisch bedingten Atemstillstand bei *Emys europaea* eine enorm „gesteigerte Frequenz und Tiefe der Atmung erschien" und die Pausenlinien verschwanden (s. im spez. Teile). Es hat sich da wahrscheinlich um Sauerstoffmangeldyspnoë gehandelt, kombiniert mit Kohlendioxydanhäufung im Blute (s. weiter unsere Versuche).

Wie Siefert keine Sauerstoffmangeldyspnoë anerkennt, so findet er auch keine dyspnoische Wirkung der Kohlensäure. In dieser Hinsicht sind insbesondere wichtig seine Versuche, bei denen die Eidechsen in der Wärme aus einem mit Kohlensäure gefüllten Glaskolben atmeten: es tritt eine beträchtliche Steigerung der respiratorischen Frequenz auf, je nach dem Grade der Erwärmung, später annähernd normale Frequenz, endlich „Gasdyspnoë" (d. h. eigentlich

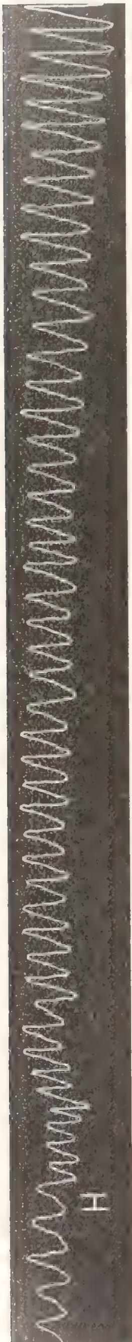


Fig. 143. Erstickungsversuch (bei Leguan, nach Babák, 2). Anfangsstadium: bei *H* Beginn der Wasserstoffeinatmung mit deutlicher reflektorischer Wirkung; allmählich entwickelt sich die Sauerstoffmangeldyspnoë. S. Fig. 141 und 145.

Narkose, während bei gewöhnlicher Temperatur keine Steigerung des Atemgeschäftes vorkommt); läßt man die Wärme einwirken, wenn schon „Gasdyspnoë“ (= Narkose) vorhanden war, so läßt sich „eine typische Wärmedyspnoë“ nicht mehr erzielen: „die genannten beiden Formen der Dyspnoë verhalten sich in gewissem Sinne antagonistisch“.

Wie unhaltbar diese ganze Anschauungsweise ist, beweisen Babáks (2) experimentelle Untersuchungen, die an großen „schwarzen Leguanen“ (*Ctenosaura acanthura*) ausgeführt wurden.

Als Hauptergebnis dieser Versuche läßt sich anführen, daß sowohl der Sauerstoffmangel als auch der Kohlendioxydüberschuß im Blute (abgesehen von den reflektorischen Beeinflussungen in den betreffenden Versuchen, worüber p. 825 einzusehen ist) unzweideutig erregende, dyspnoische Wirkungen auf das Atemzentrum ausübt.

Bei Einatmung von 10 bis nur 2 Proz. Sauerstoff (Luft, mit Wasserstoff vermischt) ist besonders die Vergrößerung der Atemexkursionen auffällig, zugleich kann die Atemkurve aus einer zweiphasischen dreiphasisch werden. Bei Einatmung von reinem Wasserstoff (Fig. 143) wird nebst der deutlichen Vergrößerung der Exkursionen oft auch Vermehrung der Frequenz beobachtet, doch ist die erstere Veränderung stärker ausgesprochen, so, daß bei besonders großen Atemakten die Frequenz des Atemrhythmus sogar vermindert wird. In dem Atembilde kommt dabei oft sehr deutlich eine inspiratorische Tendenz der Respiration zum Vorschein, indem die Inspirationen der nacheinander folgenden Atemakte über die Exspirationen prävalieren, so daß eine Aufblähung (Fig. 144) resultiert. Im weiteren bewirkt aber die Wasserstoffventilation der Lungen bald Anzeichen der Erstickung: es bricht oft wiederholt große allgemeine Unruhe aus, von Versuchen zur Befreiung begleitet, die Zahl der Atemakte sinkt stark, wobei aber ihre Größe riesig zunimmt; bisweilen entsteht eine lange Pause im aufgeblähten Zustande, worauf wiederum ein erregter anwachsender Atemrhythmus folgt, oder es nimmt nach einer solchen Pause die Exkursionshöhe progressiv ab, bis subnormale Amplituden vorhanden sind, mit längeren Inspirationspausen; in ruhigeren Fällen können außerordentlich heftige Atemakte, mit bis zehnmal der Norm gegenüber verstärkten Exkursionen (Fig. 145) und ungemein raschen Bewegungsphasen mit sehr deutlich ausgeprägten, bis mehrere, ja

viele Sekunden dauernden interexspiratorischen Pausen, erscheinen. Zwischen denselben können Schluckatmungen (p. 846), isoliert oder gruppiert auftauchen.

Die dyspnoische Wirkung des Sauerstoffmangels ist oft aber weit deutlicher während der Erholung nach einem solchen Erstickungsversuche als in demselben wahrzunehmen: es

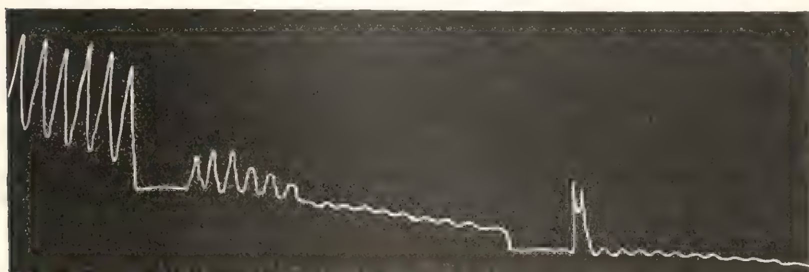


Fig. 144. Erstickungsversuch (bei Leguan, nach BABÁK, 2). Stadium der fortschreitenden Aufblähung und der Hemmungswirkungen. S. Fig. 143 und 145.

folgen, sobald irgendwelche von den eben erwähnten isoliert auftretenden Erstickungsatemakten frische Luft in die Lungen befördert haben, mächtige Atemexkursionen so rasch hintereinander, wie es die große Höhe derselben zuläßt, im weiteren, wenn schon die Exkursionen abgenommen haben, besteht lange Zeit eine deutliche Frequenzdyspnoë, wie man solche bei schneller Erstickung nicht zu sehen bekommt, zuweilen wird erst nach 15—25 Minuten die normale Anzahl der Atmungen erreicht.

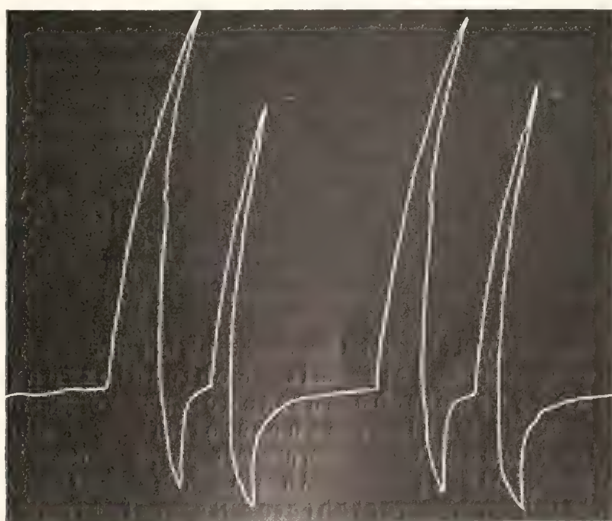


Fig. 145. Erstickungsversuch (bei Leguan, nach BABÁK, 2). Höchste Stufe der Sauerstoffmangeldyspnoë. S. Fig. 143 und 144.

Als zentrale Einwirkung des Kohlendioxyds (über reflektorische s. p. 825) ist insbesondere die Intensitätsdyspnoë hervorzuheben, die auch bei den günstigsten Verhältnissen der Sauerstoffversorgung besteht (Fig. 146, 148). Bei großer Anhäufung von Kohlendioxyd erreichen die ersten Phasen der (schon bei geringen Konzentrationen des letzteren erscheinenden) zweiphasischen Exspirationen einen so hohen Grad, daß sie ungefähr den zweiten

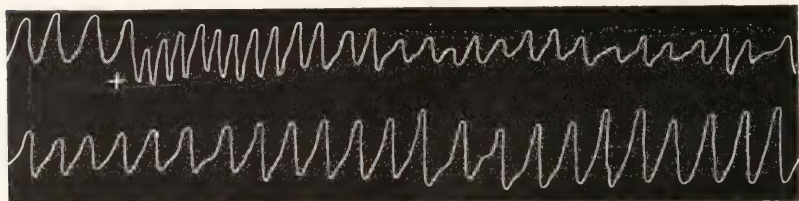


Fig. 146. Einwirkung von 1,5 Proz. CO_2-haltiger Luft (bei Leguan, nach Babák, 2). Oben bei + Beginn der CO_2-Einatmung mit deutlicher reflektorischer Wirkung; unten entwickelt sich die CO_2-Dyspnoë.

Phasen der Exspiration gleichkommen (Fig. 147). Bei hohen Konzentrationen des Kohlendioxyds könnte es möglich scheinen, die peripheren und zentralen Einwirkungen zu unterscheiden; es ist wahrscheinlich, daß die reflektorischen Effekte auch hier aus hemmenden Erscheinungen bestehen, wie es die Versuche mit allmählich wachsenden Konzentrationen zeigen; bei etwa 40 bis 50 Proz. sieht man gleichsam einen Kampf zwischen den reflektorischen hemmenden und zentralen erregenden Einflüssen des Kohlendioxyds sich entfalten.

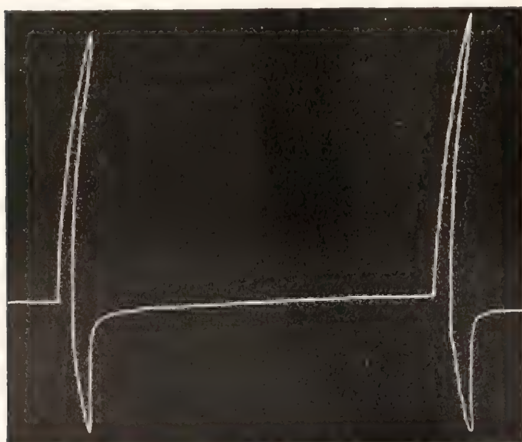


Fig. 147. Atemkurven bei längerer Einatmung von 30 Proz. CO_2 (bei Leguan, nach Babák, 2). S. Fig. 148.

Sehr beachtenswert ist der Umstand, daß bei der Kombination des Sauerstoffmangels mit Kohlendioxydanhäufung sehr starke dyspnoische Zustände zum Vorschein kommen, auch wenn nur ein mäßiger Sauerstoffmangel und geringe Kohlendioxydanhäufung verursacht wurde; der Effekt ist weit größer, als er der Summe der getrennten, im ganzen gleichsinnig gerichteten Reizeffekte des „Sauerstoffmangels allein" und des „Kohlendioxyds allein" entsprechen würde. Der Gedanke, daß sich der multiplizierte Effekt dieser kombinierten Reizung auf die Weise erklären

ließe, daß der Sauerstoffmangel gleichsam das Atemzentrum für die Kohlendioxydeinwirkung sensibilisiert, wird durch weitere Untersuchungen über die Kohlendioxydeinwirkung nach vorheriger partieller Erstickung gestützt (Fig. 149): auf der Basis des durch den Sauerstoffmangel herbeigeführten Erregungszustandes des Atemzentrums ent-

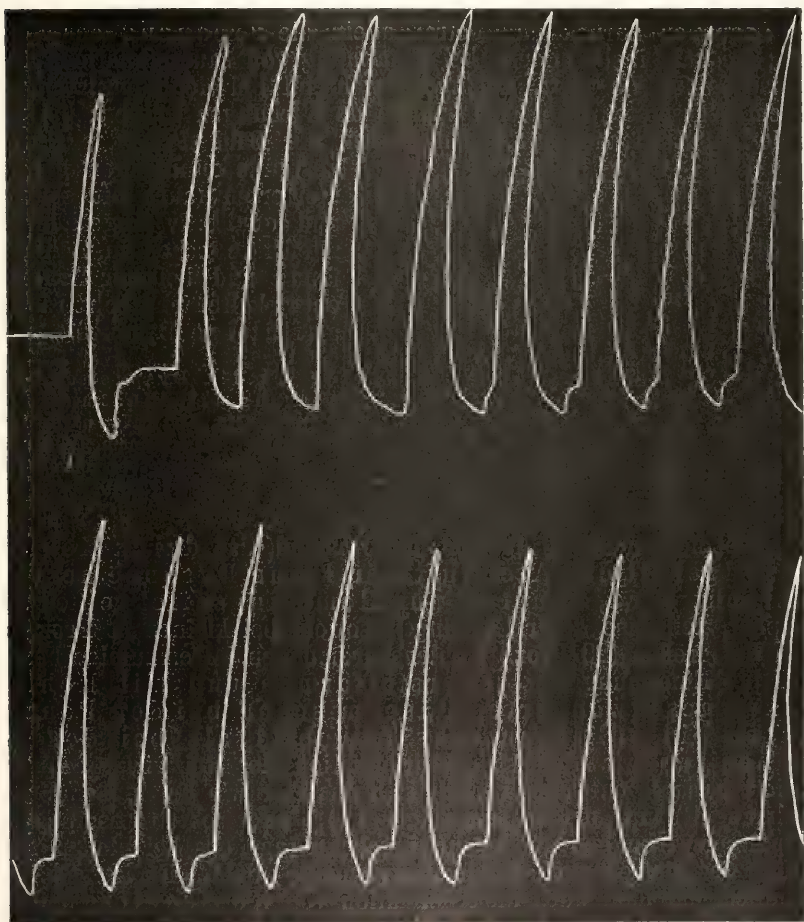


Fig. 148. Mächtige Dyspnoë bei Erholung nach einem Versuche mit 30 Proz. CO_2-Gemisch (bei Leguan, nach BABÁK, 2). Oben Beginn der Lufteinatmung, unten späteres Stadium. S. Fig. 147.

falten sich auf schwache Konzentrationen von Kohlendioxyd hin auffällige und sehr lange andauernde Reizwirkungen in den zentralen nervösen Atemapparaten.

Durch gewisse Versuchsanordnungen — insbesondere auch durch vorherige mit Kohlendioxydgemischen ausgelöste heftige Ventilationen — ließen sich bei den Versuchstieren auch apnoëartige Zustände, wohl infolge von reichlicher Versorgung des Zentralnerven-

systems mit Sauerstoff, erzielen (gegenüber Aronsons oben angeführter Ansicht).

Weiter hat Babák (3) ganz ähnliche Versuche an Krokodiliern angestellt, ist aber dabei zu merkwürdig von den Lacertiliern abweichenden Ergebnissen gelangt. Die dyspnoische Erregung des Atemzentrums blieb hier sowohl während der Erstickungs- als auch während der Erholungsphase des Sauerstoffmangelversuches bedeutend hinter den Verhältnissen bei den Leguanen zurück und betraf allein die Frequenz der Atemakte; sie kam insbesondere bei Einatmung von sauerstoffarmen Gasgemischen (5—7,5-proz.) zustande, während bei der Ventilation mit reinem Wasserstoff oft gleich hemmende Wirkungen folgten; bei protrahierten Erstickungsversuchen gingen die bald nach der Unruhe zustande kommenden sehr verkleinerten (auch oft seltenen und qualitativ abgeänderten) Atemakte schon in Lähmung über; und bei der Erholung entwickelte sich nicht immer auffällige Dyspnoë.

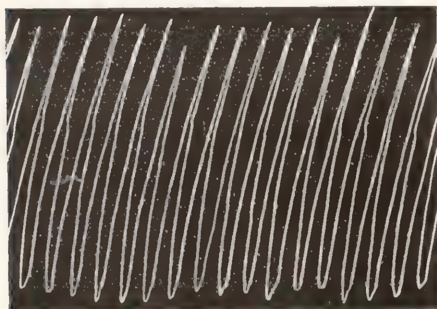


Fig. 149. Dyspnoische Einwirkung bei Einatmung von 2 Proz. CO_2 enthaltender Luft 20 Minuten nach einem (Sauerstoffmangel-) Erstickungsversuche. (Nach Babák, 2.) S. Fig. 146.

Aber noch merkwürdiger ist der Umstand, daß durch Kohlendioxydgehalt der Atemluft gar keine Dyspnoë hervorgebracht wird, sondern nur Hemmungseffekte (teilweise peripher, teilweise zentral bedingt), sowohl bei kleinen (1 Proz.) als auch bei großen (20 Proz.) Kohlensäuremengen. Demzufolge besteht auch bei Einatmung von sauerstoffarmen und mit Kohlendioxyd geschwängerten Gasgemischen bei den Panzerechsen ein völlig anderes Atembild als bei den Leguanen (wo wir gleichsam Multiplikation der Reizwirkungen konstatiert haben): entweder verhält sich das Tier wie bei bloßem Sauerstoffmangel (nur daß es unruhiger ist), oder es treten stärkere Hemmungswirkungen der Atemtätigkeit zu tage, als bei bloßer Applikation der betreffenden Kohlendioxydmenge allein. Es ist selbstverständlich, daß dann auch die Applikation von Kohlendioxyd nach einem vorherigen kurzen Sauerstoffmangelversuche — wo bei den Leguanen die mächtigste Dyspnoë folgte — bei den Panzerechsen ein ganz anderes Ergebnis hat, nämlich — gewöhnlich noch verstärkte — Hemmungswirkungen; denn einerseits übt der Sauerstoffmangel selbst nur eine geringe erregende Wirkung auf ihr Atemzentrum aus, und andererseits können, da durch Kohlendioxyd nur hemmende Wirkungen ausgeübt werden, nur die letzteren nach vorheriger Erregung durch Sauerstoffmangel verstärkt werden.

In Anbetracht dieser durchgreifenden Unterschiede zwischen dem Verhalten der zentralen nervösen Apparate der Lacertilier und Krokodilier sind weitere Untersuchungen über die Blutregulation der Atmung (insbesondere bei den Schildkröten) sehr wünschenswert.

Durch Aetherinhalation wird nach SIEFERT (81) die Atemfrequenz ungemein gesteigert (bei Verminderung der Tiefe). In bestimmten, individuell aber sehr verschiedenen Intervallen (nach 20—40 Respirationen) bläht sich dabei das Tier weit auf und exspiriert nachher bis dreimal so stark wie in der Norm; hierauf folgen kleinere Atembewegungen mit Andeutungen von Pausen, welche aber bald mit erheblicher Zunahme der Frequenz verschwinden.

Die Frage der Automatie des Lungenatemzentrums. Periodischer Atemrhythmus.

Das Atemzentrum der Reptilien entsendet, mit dem Lungenatemzentrum der Amphibien verglichen, unter den normalen Lebensbedingungen weit frequentere Innervationsimpulse zu den Atemmuskeln, obwohl auch da — den Vögeln und Säugetieren gegenüber — an frei beweglichen, ungereizten Tieren zuweilen lange Pausen und überhaupt unregelmäßige Respiration besteht, so daß man oft kaum von einem Atemrhythmus, wenigstens in dem Sinne der ununterbrochenen Atemtätigkeit der Homoiothermen, sprechen kann. Dieser Umstand ist sichtlich ungünstig für die Auffassung, daß die Atembewegungen der Reptilien durch reflektorische Verkettung der inspiratorischen und exspiratorischen Zustände der peripheren Atemapparate zustande kommen; und tatsächlich finden wir darüber in der bisherigen Literatur keine Erwägungen. Nur bei SIEFERT (81) wird bemerkt, daß seine Bemühungen, bei Reptilien Versuche nach Analogie der HERING-BREUERschen (an Säugetieren) mit gleichem Erfolg auszuführen, keine ganz eindeutigen Resultate geliefert haben. (Zuweilen kann man bei der Aussaugung eine deutliche inspiratorische Oeffnung des Kehlkopfes sehen, aber in anderen Fällen ist das Resultat durchaus negativ. In einem Falle trat unmittelbar nach jeder Aufblähung eine beträchtliche Beschleunigung der Atmung auf, die durch reine Exspirationsbewegungen ohne anschließende aktive Inspiration ausgezeichnet war, aber die Aussaugung blieb erfolglos.) — Ob man die nach Insufflation eines „Rückenmarks"-Chamäleons (FRANÇOIS-FRANCK, 39) erscheinenden wiederholten Atembewegungen für reflektorisch ausgelöst halten soll, bleibt dahingestellt.

Aber auch in dem Falle, daß künftige eingehende Forschungen regelmäßigere positive Ergebnisse in dieser Richtung zeitigen sollten, kann man darin bloß den Nachweis einer regulatorischen Beeinflussung der Atemzentrumtätigkeit durch nervöse Reize erblicken, ähnlich wie sie auf der anderen Seite den Aenderungen des Sauerstoff- und Kohlendioxydgehaltes im Blute zukommt.

SIEFERTS oben (p. 832) geschilderter Versuch, die autochthone Tätigkeit des Atemzentrums der Oblongata zu erweisen, verdient volle Beachtung, aber auch wenn es sich um volle Isolierung desselben handeln würde, blieben noch die afferenten Bahnen der Atemmuskeln übrig, auf welche die Anhänger der Reflextheorie des Atemrhythmus den Ursprung des letzteren beziehen könnten.

Daraus, daß bei den Eidechsen auch nach Verblutung durch Entfernung des Herzens noch lange die Atembewegungen ganz regelmäßig andauern, hat SIEFERT den Schluß gezogen, daß dem Atemzentrum die Fähigkeit zukommt, autochthon Erregungsimpulse zu entwickeln und auszusenden (s. p. 832). Wahrscheinlich kommt da sogar eine dyspnoische Erregung des Atemzentrums vor (wie wir ge-

legentlich einer Resektion des kranken Schwanzes bei einer *Egernia depressa* nach einem schweren Blutverluste beobachtet haben), aber es wäre nötig, darüber und über die autochthone, von nervösen und Blutreizen unabhängige, „primäre“ (s. p. 654, 774) Tätigkeit des Atemzentrums systematische Versuche anzustellen, deren Ergebnisse von der höchsten Bedeutung sein könnten (in Anbetracht der verwandtschaftlichen Beziehung der Reptilien zu den homoiothermen Wirbeltieren und der außerordentlichen Zähigkeit ihres Zentralnervensystems, sogar im Vergleich zu den Amphibien).

Periodische Atmung hat SIEFERT nach Entfernung des Herzens bei den Eidechsen niemals beobachtet. Er berichtet aber über die Periodik an freien und fixierten Tieren, wo eine „ansteigende Treppe“ oft vorkommen soll; weit seltener setzen sich die Gruppen aus Atmungen gleicher Intensität zusammen. Bei der Erstickung wird die periodische Atmung nicht, wohl aber in einem bestimmten Stadium der „Wärmedyspnoë“ beobachtet (zwischen 30—40°, später verschwindet sie wieder). Auch bei Aethereinwirkung kommen Andeutungen von periodischer Atmung vor. — Ueber die Periodik der Atmung bei winterschlafenden Schildkröten (und nach Einstellung der Zirkulation) s. p. 828 (u. p. 834). LUCIANI (65) ist sichtlich geneigt, diese von FANO beobachtete Periodik für eine „automatische Tätigkeit der Zentren nach Aufhebung der reflektorischen Erregbarkeit“ zu halten.

Typische, unter normalen Bedingungen auftretende periodische Atmung zeigen die Krokodilier (s. p. 825, P. BERT, 6; COUVREUR, 13; BABÁK, 3); über ihre reflektorische Beeinflussung s. p. 825; von besonderem Interesse ist BABÁKS Angabe, daß bei (fixierten) Panzerechsen durch Aufsetzen einer Respirationskappe die Periodik in dauernde, gleichmäßige Rhythmik verwandelt wird, sowie daß nach jeder Atemgruppe gleichsam ein „Refraktärstadium“ des Atemzentrums gegenüber äußeren Reizen vorhanden ist. Wahrscheinlich kommt der regelmäßige ununterbrochene Atemrhythmus so zustande, daß die Atempausen gleichmäßig zwischen die vereinzelt erscheinenden Atemakte verteilt werden und also verhältnismäßig kürzer sind, während, sobald — wie in der Norm — Doppelatmungen erscheinen, nachher lange, also „Kompensations“-Pausen folgen. Durch Reizwirkungen wird die Periodik in Rhythmik verwandelt (s. schon bei den Fischen und Amphibien).

Ueber die Kehlatembewegungen im allgemeinen und besonders über die „Kehloszillationen“.

Bei den landlebenden Urodelen und bei den Anuren sind nebst den Lungenatembewegungen einfache frequente Kehloszillationen wahrnehmbar, welche nur in der Mund- und Pharynx- (eventuell Schlund-)Höhle die Luft durch die Nasengänge erneuern. Außerdem nehmen diese Kehlbewegungen auch einen integrierenden Anteil an den Lungenventilationen, indem sie einerseits die Atemluft für die Lungenfüllung vorbereiten, andererseits bei geschlossenen Nasengängen dieselbe energisch in die Lungen einpressen, was von der höchsten Bedeutung ist, da der Rumpf der Amphibien bei der Lungenventilation sich nur sekundär, besonders bei gewaltsamen Exspirationen, betätigt. Abgesehen davon besitzen aber die alleinigen

Kehloszillationen, sofern sie nur die Lufthöhlen des Kopfes ventilieren, eine eigene Bedeutung, auch wenn man bisher ihren Anteil an der Förderung des Gaswechsels nicht zahlenmäßig abschätzen konnte, denn sie werden bei ruhigen Anuren und Urodelen im größten Uebergewichte über die höchst seltenen Lungenventilationen angetroffen, ja sie können — bei den lungenlosen Salamandriden — den einzigen Atemrhythmus vorstellen. Da außerdem die Kehloszillationen keine „chemische", sondern nur eine „nervöse" Regulation aufweisen, hat sie BABÁK als eigenen Atemmechanismus hervorgehoben, dem ein spezielles Kehlatemzentrum zugrunde zu legen ist (s. den Abschnitt „Amphibien" in dieser Abhandlung).

Es ist nun hoch interessant, auch bei den Reptilien einen ähnlichen rhythmischen Bewegungsmechanismus anzutreffen, einerseits als einen die Pausen der Lungenventilationen ausfüllenden Rhythmus, andererseits sogar als einen zur pressorischen Lungenfüllung dienenden Mechanismus. Außerdem muß aber noch auf die einerseits passiven, andererseits aktiven Bewegungen der Kehle hingewiesen werden, welche die eigentliche Lungenatemventilation begleiten (s. p. 819).

Eingehend hat sich mit den Kehloszillationen HEINEMANN (54) bei Lacertiliern beschäftigt. Bei *Iguana* werden in der Norm oft häufige Kehlbewegungen beobachtet, welche wesentlich von den Schluckbewegungen verschieden sind. Aber nach der Thoraxeröffnung konnte er nachweisen, daß die Lungen durch energische Druckbewegungen der Kehle reichlich mit Luft gefüllt werden können, und auch an einer normalen *Iguana* sah er, daß nach Reizung Schluckatembewegungen auftreten (s. den folgenden Abschnitt). Er unterscheidet nebst den 1) leichten Kehlbewegungen, welche die Pausen zwischen den echten Respirationsbewegungen ausfüllen, d. h. „Kehloszillationen", die ähnlich denjenigen der landlebenden Urodelen und Anuren sind und mit der Lungenrespiration nichts zu tun hahen, stärkere Kehlbewegungen, die für die Lungenatmung wichtig sind, und zwar: 2) Kehlbewegungen, welche die Respirationsbewegungen des Rumpfes begleiten und mit ihnen gleichsinnig oder fast gleichzeitig stattfinden, d. h. Erweiterung des Kehlsackes bei Inspiration, Verengerung bei Exspiration (Saurier, Schildkröten); 3) echte Schluckbewegungen, welche fähig sind, die Lungen zu füllen (Saurier, Schildkröten); endlich 4) Affektbewegungen der verschiedensten Art bei Sauriern und Schildkröten (das Aufrichten des für gewöhnlich gefalteten Kehllappens bei *Iguana*, das Aufblähen des Kehlsackes bei *Anolis*-Arten, das Anfauchen der gereizten Varane usw.)

In betreff der sub 2) angeführten Kehlbewegungen s. p. 819, den sub 3) ist der folgende Abschnitt gewidmet. An dieser Stelle wollen wir nur die sub 1) erwähnten, sogenannten „Kehloszillationen" behandeln.

Die Kehloszillationen hat HEINEMANN bei den Schlangen vermißt, aber bei den eigentlichen Eidechsen beobachtet; sonst sollen die „jüngeren" (d. h. phylogenetisch „jüngeren") Krokodile und Schildkröten „nur noch rudimentäre Atembewegungen der Kehle" zeigen. — Nach SIEFERT (81) bestehen die leichten, oberflächlichen Kehlbewegungen der Eidechsen in rhythmischem Vor- und Rückwärtsschwingen um die Ruhelage, aber mit geringer Intensität, wobei

auch die Volumschwankungen der Mundhöhle gering sind (im Vergleiche mit den Schluckatmungen). Bei sich sonnenden, ruhig liegenden Tieren pflegt die Thoraxatmung oft sehr verlangsamt zu sein, das Spiel der Kehlbewegungen dagegen sehr frequent. Bei den Erstickungsversuchen werden sie oft gruppenweise zwischen die Rumpfatmungen eingeschaltet, bei dem Erwachen aus dem Winterschlafe erscheinen sie früher als die eigentlichen Respirationen. (Siehe auch den Abschnitt über die Eigenschaften der zentralen nervösen Mechanismen der Kehlbewegungen, p. 848). Bei den Schildkröten ist es nach Siefert schwierig, die Kehloszillationen bei ruhig schreitenden Tieren zu verfolgen, aber nach der Fixierung werden sie überhaupt eingestellt und können sogar stundenlang fehlen.

Vorher müssen wir aber noch erwähnen, daß François-Franck (44) noch in seiner neuen zusammenfassenden Arbeit über die Atembewegungen der Schildkröten keine solche Unterscheidung der an der Kehle zu beobachtenden Bewegungen trifft (wie er überhaupt Heinemann und eine Reihe anderer Autoren, die auf diesem Gebiete gearbeitet haben, nicht anführt), sondern promiscue über die oben als 1) und 2) bezeichneten Kehlbewegungen berichtet, aber eingehend nur die sub 2) erwähnten bespricht. Bei den Lacertiliern behandelt er überhaupt nur die letzteren.

Es waren in erster Reihe die Schildkröten, bei denen die Frage der Kehlbewegungen von den älteren, insbesondere zoologischen Autoren erörtert wurde. In Anbetracht des unnachgiebigen Panzers schien es ihnen unmöglich, einen Saugmechanismus der Atmung anzunehmen, und da die Kehlgegend ganz regelmäßige rhythmische Bewegungen aufweist, wurden diese Kehlatmungen für den eigentlichen pressorischen Atemmechanismus erklärt (s. darüber spez. Teil), bis Haro (52) und Panizza (72) auf die Saugkräfte des Rumpfes hingewiesen haben. P. Bert (6) bemerkt, daß die Krokodilier ebenfalls Kehloszillationen aufweisen, welche aber ebensowenig wie die der Schildkröten in irgendwelcher Beziehung zur „Schluckatmung" stehen.

Bei den Krokodiliern hat insbesondere P. Bert (6) die Kehloszillationen untersucht und z. B. beim Kaiman 30—40 auf eine Lungenrespiration gezählt; beim gereizten Tiere sind sie auffälliger. Er gibt an, daß durch sie während der Atempause das Eindringen der Luft in die „arrière-gorge" zustande kommt, während am Rumpfe keine Andeutung einer Volumänderung nachgewiesen werden kann. Neuerdings hat Babák (3) die Kehloszillationen der Alligatoren studiert, insbesondere ihre Rhythmizität; darüber sowie über ihre Kurven s. spez. Teil (Fig. 156).

Die Kehloszillationen der Reptilien (s. auch die Amphibien in dieser Abhandlung p. 730, sowie auch die Vögel) hat Heinemann als „ererbte rudimentäre Atembewegungen" aufgefaßt. Für diese phylogenetische Auffassung führte er an, daß nur die „eigentlichen Eidechsen" (Lacertilier), „die ältesten unter den jetzt lebenden Reptilien", die Kehloszillationen gut erhalten haben, während diese Bewegungen nur „rudimentär" bei „den jüngeren Krokodilen und Schildkröten", überhaupt nicht bei den Schlangen, „dem jüngsten Zweige des Reptilienstammes", vorhanden sind (s. schon p. 843).

Gegen Heinemanns Identifizierung der Kehloszillationen der Reptilien mit denjenigen der Amphibien hat

schon SIEFERT bemerkt, daß bei den Eidechsen bei der Kehlatmung mehr die Kehlkopfbewegungen in den Vordergrund treten, als die Volumänderungen der Mundhöhle (umgekehrt beim Frosch). Er sieht demnach in denselben eine die eigentlichen Respirationsbewegungen begleitende Muskelaktion, deren Teleologie allerdings dunkel ist; er nimmt ferner an, daß die bei den Kehlbewegungen tätigen Muskelgruppen leichter ansprechen als die rippenbewegenden (so treten die Kehloszillationen bei den Erstickungsversuchen regelmäßig noch auf, wenn die thorakale Atmung schon bedeutend gestört ist).

Es ist in der Tat ungemein problematisch, die Kehloszillationen der Reptilien als Ueberbleibsel der Kiemenatmungen zu „erklären", um so mehr, als wir schon für die Amphibien, wo doch im Larvenstadium mehr oder minder entwickelte, der Kiemenatmung dienende rhythmische Bewegungen vorkommen, gewichtige Gründe dafür angetroffen haben, den Kehlatemrhythmus der imaginalen Formen als etwas physiologisch Neues anzusehen (s. p. 792). Uebrigens müßte man doch nach tatsächlichen Stützen für eine solche Anschauung suchen (z. B. während der ontogenetischen Entwicklung usw.) und sich nicht mit der bloßen Aeußerung eines Gedankens zufriedenstellen. Der von HEINEMANN ausgesprochene Hinweis auf die „älteren" und „jüngeren Zweige des Reptilienstammes" ist kaum stichhaltig, denn es ist vollends hypothetisch, welchen Stamm man als „jüngeren" oder „älteren" ansprechen soll. Es ist weit mehr wahrscheinlich, daß z. B. das Fehlen der Kehloszillationen (und der Schluckatmungen) bei den Schlangen im Zusammenhange mit der abweichenden Struktur des Körpers, insbesondere der Kehlgegend usw., dann mit der Abänderung des Rumpfatemmechanismus usw., endlich der ganzen Lebensweise steht, welche Beziehungen aber erst speziell erforscht werden müßten. Uebrigens ist vielleicht die ganze Koordination der Kehloszillationen bei den Reptilien abweichend gestaltet im Vergleiche mit den Amphibien, worauf schon SIEFERT teilweise hingewiesen hat (p. 843). Bei den Krokodiliern, wo die Mundhöhle, wenn man von dem Verschlucken der Nahrung absieht, nach hinten völlig verschlossen zu sein pflegt, und wo die Kehloszillationen als außerordentlich auffälliger Rhythmus ausgebildet sind, wird die Mundhöhle durch diese gar nicht ventiliert, im Gegensatz zum Frosch; der Rhythmus besteht bei den Krokodiliern auch bei weit aufgerissenem Maule.

Vom Standpunkte der Atemmechanismen aus sollten wir den Kehloszillationen der Reptilien — im Vergleiche mit den Verhältnissen bei den Amphibien — irgendwelche respiratorische Aufgabe absprechen, da sie weder die Lufterneuerung in der Mundhöhle (als Respirationsfläche) besorgen, noch die Luft für die Lungenventilation vorbereiten. Doch bei gewissen Schildkröten (wasseratmende *Amyda* und *Aspidonectes*, luftatmende *Chelydra* und *Chrysemys*) scheint der Rhythmus der Kehloszillationen ein Atemrhythmus zu sein (s. den spez. Teil). — Vom Standpunkte ihrer nervösen Regulation werden wir über sie noch p. 848 zu sprechen haben. — Ueber starke, der Lungenventilation dienende Kehlbewegungen — „Schluckatmungen" — s. den folgenden Abschnitt.

KEITH (57) hat über die Aufgabe der Kehloszillationen bei den Schildkröten die Meinung ausgesprochen, daß durch sie ein negativer Druck hergestellt und so die Beschleunigung und Regulation des Kreislaufes in den Lungen bewirkt wird;

aber experimentelle Beweise hat er dafür nicht erbracht. — François-Franck hat während der Kehloszillationen an der Lungendruckkurve unbedeutende Oszillationen aufzeichnen können.

Die der Lungenfüllung dienenden Kehlatembewegungen (Schluckatembewegungen).

Im vorigen Abschnitte haben wir p. 843 Heinemanns (59) Unterscheidung von zweierlei im Dienste der Lungenatmung stehenden Kehlbewegungen angeführt; über die letzteren, sofern sie die thorakale einsaugende Inspiration und auspressende Exspiration begleiten, s. p. 819. Wir wollen hier nur diejenigen Kehlbewegungen erörtern, vermittels deren die Luft mit Gewalt in die Lungen eingepreßt werden kann, ähnlich wie wir dies bei den Amphibien geschildert haben (p. 718).

Dieser „Schluckatemmechanismus" schien den älteren Beobachtern der eigentliche Atemtypus der Schildkröten (s. spez. Teil) zu sein, während bei den Lacertiliern die einsaugende Tätigkeit des Thorax die Schluckatmungen in den Hintergrund stellte. Haro (52) und Panizza (72) haben dann die Rumpfatembewegungen vermittels Einsaugung bei Schildkröten nachgewiesen (s. den spez. Teil); P. Bert (5), welcher vermittels einer Kopfkappe und einer Trachealkanüle die Rumpfatembewegungen der Schildkröten untersuchte, ist zu einer Ableugnung der Schluckatmungen überhaupt gelangt, indem er von dem proximalen Abschnitte der durchtrennten Trachea aus keine Druckwirkungen während der „vermeintlichen Schluckbewegungen" (eigentlich aber: Kehloszillationen, s. den vorigen Abschnitt) nachweisen konnte. Aber Heinemann hat unzweideutige Schluckatmungen neben den leichten „Kehloszillationen" bei den Lacertiliern sichergestellt: auch nach Eröffnung des Thorax wurden bei *Iguana* die Lungen durch energische Druckbewegungen der Kehle reichlich mit Luft gefüllt, ja sogar das normale Tier wies eigentliche, sehr energische Schluckatmungen nach Reizung (z. B. durch Druck mit beiden Händen, welcher die Respiration zu verhindern suchte) auf; dieselben erfolgten mit solcher Kraft, daß trotz Gegendruckes der Leib sich bis zum größtmöglichen Grade aufblähte. Auch bei *Lacerta viridis* und *L. agilis* sollen Schluckbewegungen zuweilen vorkommen, ebenso sollen sich die Amphisbänen in bezug auf Atembewegungen den übrigen Sauriern analog verhalten, während bei Schlangen und Krokodilen ausschließlich Rippenrespiration vorhanden ist. Für die Schildkröten ist nach Heinemann die Richtigkeit der Angaben P. Berts zu bestätigen: nach Entfernung des Plastrons (besonders an jungen Exemplaren von *Chelone*) werden die bloßgelegten Lungen nicht mehr mit Luft gefüllt.

Auch Langendorff (59) hat bei Lacertiden Schluckatmung beobachtet, indem er vermittels einer in das kopfwärts gerichtete Ende der Trachea eingelegten Kanüle ein Durchstreichen der Luft durch dieselbe bei den entsprechenden Kehlbewegungen konstatierte, so daß er von einem Schluckmechanismus der Atmung nach Art der Frösche spricht.

Siefert (81) erkennt auch für die Reptilien wirkliche Schluckatmungen an, allerdings spielen sie unter normalen Verhältnissen im allgemeinen keine Rolle; insbesondere wendet sich der

Verf. gegen HEINEMANNS Ansicht, daß auch bei ruhigen Iguaniden und Lacertiden Schluckatmung vorkommen würde; aber unter gewissen Bedingungen soll die Druckatmung regelmäßig vorgefunden werden. Insbesondere wird, wie es HEINEMANN beobachtet hatte, durch starke Kompression des Thorax Schluckatmung hervorgerufen, auch bei Tieren, denen durch breite Spaltung der Thorax eröffnet worden ist, besonders wenn sich die Lungen eben retrahiert hatten. Ebenso kommen bei Erstickungsversuchen Druckatmungen vor (s. p. 837), besonders stark etwa nach einer halben Stunde: bei der Inspiration stellt sich der Kehlkopf maximal nach rückwärts, wodurch eine beträchtliche Erweiterung der Mundhöhle bedingt wird, und nun erfolgt an Stelle der passiven Zurückbewegung des Thorax in seine Ruhelage eine weitere Ausdehnung desselben, eben durch eine Schluckbewegung, welche durch eine jähe Vorwärtsbewegung des Kehlkopfes und Verengerung der Mundhöhle gekennzeichnet ist. Nach der Rückenmarksdurchtrennung (unterhalb der Medulla oblongata) traten ebenfalls — nach etwa 15—20 Minuten, während deren lediglich die gewöhnlichen schwachen Kehloszillationen, begleitet von schwachen Larynxverschiebungen, zu beobachten waren — diese sehr kräftigen Schluckatmungen auf, „was bei dem Fehlen der Brustkorbatmung um so auffallender ist“. — Doch kann man diese Erscheinung eben auf das Fehlen der letzteren zurückführen, d. h. als Erstickungsfolge auffassen (s. p. 834).

In den Erstickungsversuchen hat BABÁK (2) die vereinzelt oder gruppiert auftauchenden Schluckatmungen sogar registrieren können, wobei es sich zeigte, daß durch sie das Volumen der Lungen nicht immer vermehrt zu werden braucht. Sonst haben wir bei Varanen Schluckatmungen insbesondere bei gefangenen, gereizten, in der Hand gehaltenen Tieren oft nachweisen können; es scheint zum Teil auf solche Weise die außerordentliche Lungenexpansion herbeigeführt zu werden, die bei *Varanus bengalensis* vorkommt, wenn das Tier in enge Spalten kriecht und sich hier so fest einkeilt, daß ihn nicht einmal zwei Männer hervorziehen können.

Die Schildkröten (s. auch DUBJAGA [25] im spez. Teil) zeigen nach SIEFERT Schluckatmung nur unter gewissen abnormen Verhältnissen: so entstanden bei einem Tiere, bei dem zu bestimmtem Zwecke das Bauchschild entfernt und dabei zufällig auch die Bauchhöhle eröffnet worden war, an Stelle der ruhigen Kehloszillationen mächtige Ausbuchtungen und Einziehungen des Mundbodens, wobei sich die Lungen synchron hoben und senkten. Auch in späteren Stadien der Erstickung soll sich die Schluckatmung bemerkbar machen. — FRANÇOIS-FRANCK (44) behandelt in seiner Arbeit über die Schildkröten neuerdings nur die an die Thoraxatmungen teilweise sekundär, teilweise korrelativ (s. auch p. 819 bei den Lacertiliern) gebundenen Kehlbewegungen, führt aber gar keine Schluckatmungen an, obwohl bei einigen seiner künstlicheren Versuchsanordnungen das Auftreten derselben zu erwarten war.

Bei den Krokodiliern hat BABÁK (3) keine Schluckatmung beobachtet (COUVREUR [13] schreibt hier von Schluckatmung, meint aber wohl die Kehloszillationen).

Wenn wir die Schluckatmung der Reptilien mit derjenigen der Amphibien vergleichen, so finden wir hauptsächlich nur die „aufblähenden“ oder „einpumpenden“ Atembewegungen als beiden ge-

meinsam (allerdings hat Babák [2] bei den Leguanen auch Schluckatmungen ohne Vergrößerung des Lungenvolumens aufgezeichnet). Die Reptilien zeigen zwar (Siefert) hierbei eine kurze einleitende Vorwärtsbewegung des Kehlkopfes und Oeffnung der Glottis schon bei dieser ersten Bewegung: beide Erscheinungen gehören aber der thorakalen Respirationsbewegung an. Sonst besteht weitgehende Uebereinstimmung. Die Erhaltung dieser ausgiebigen Form der Schluckatmungen bei den Reptilien findet nach Siefert ihre Erklärung darin, daß bei dem Vorkommen der unbeweglichen offenen Nasenlöcher nur mächtige einpumpende Atmungen noch eine gewisse Luftmenge in die Lungen befördern können, während die „ventilierenden" kaum einen nennenswerten respiratorischen Effekt erreichen würden.

Es bleibt dahingestellt, inwiefern die Schluckatmungen der Reptilien mit denjenigen der Amphibien in Zusammenhang zu bringen wären. Jedenfalls besitzen sie bei den Reptilien meistens nur die Bedeutung einer „Notatmung", wogegen sie bei den meisten landlebenden Urodelen und Anuren den wichtigsten Atemmechanismus bilden. Wer die Amphibien als einen eigentümlich umgeformten Stamm der Reptilien auffassen will, wird von Vervollkommnung dieses bei den Reptilien nur unter gewissen Bedingungen auftretenden Atemmechanismus sprechen, während derjenige, der die Reptilien als phylogenetisch „höhere" Stufe erklärt, von „Rückbildung" des bei den Amphibien regulären Lungenatemmechanismus sprechen wird.

Die funktionelle Charakterisierung der zentralen Mechanismen der Kehlbewegungen.

Das Vorkommen von „Kehloszillationen" haben wir p. 843 geschildert. Was die zentralen nervösen Einrichtungen derselben betrifft, so hat Heinemann (54) die Ansicht ausgesprochen, daß es sich bei den Reptilien (s. auch Amphibien und Vögel) um „ererbte rudimentäre Atembewegungen" handelt; es würde da gleichsam ein rudimentäres „Kiemenatmungszentrum" vorliegen: auf diese Weise würde sich erklären, daß „diese (Kehl-)Bewegungen völlig unabhängig sind von den echten Respirationsbewegungen und daß sich beide zeitlich gegenseitig ausschließen". — Diese Auffassung ist sehr unwahrscheinlich, denn bei den Reptilien sind keine „Kiemenatembewegungen" (oder ihnen analoge Bewegungen des Atemapparates) während der Ontogenese bekannt; man könnte höchstens die „Kehloszillationen" oder „Kehlatembewegungen" der landlebenden Urodelen und Anuren zum Vergleiche heranziehen; aber gerade für die letzteren hat Babák (p. 792) wahrscheinlich gemacht, daß ihr „Zentrum" abweichende Eigenschaften von dem larvalen Kiemenatmungszentrum aufweist, so daß man vielmehr berechtigt ist, die Kehloszillationen der landlebenden Urodelen und Anuren für ein physiologisches Novum zu halten.

Ob es nun berechtigt wäre, für die Kehloszillationen der Reptilien einen speziellen zentralen Mechanismus vorauszusetzen, ähnlich wie dies Babák für das „Kehlatmungszentrum" der Amphibien begründet hat? Man könnte dafür insbesondere die große Verschiedenheit der beiden Rhythmen — der Kehloszillationen und der Lungenatmungen — anführen; ja auch die Schluck-

atmungen, über die wir p. 846 geschrieben haben und bald mehr berichten wollen, verhalten sich weitgehend eigenartig; alle drei Rhythmen werden durch äußere und innere Bedingungen verschiedenartig beeinflußt (aus diesen Gründen haben wir bei den Amphibien ein Kehlatem- von dem Lungenatem-Zentrum unterschieden). Man könnte sich da auch noch auf die völlig abweichenden peripheren Atemmechanismen berufen, denn die Lungenatembewegungen werden bei den Reptilien wesentlich durch den Thorax vollführt, während die Kehloszillationen sowie Schluckatmungen eigentlich Kopfatemmechanismen sind.

Die Kehloszillationen füllen mehr oder minder vollständig die Pausen zwischen den Thoraxatmungen insbesondere bei den Krokodiliern und Lacertiliern, teilweise auch bei den Schildkröten aus (s. schon oben bei P. Bert, 5); über ihr periodisches Auftreten bei der Erstickung usw. haben wir schon p. 834 nach Siefert (81) berichtet. Der letztere Autor gibt auch an, daß durch leichte Vagusreize, welche die thorakale Atmung gar nicht beeinflussen, die Kehloszillationen oft in ganzen Serien ausgelöst zu werden pflegen, während sie in den nach der Vagotomie folgenden langen Pausen ganz zu fehlen scheinen. — Ueber ihre Beziehung zu dem Lungenatemrhythmus der Krokodilier hat Babák (3) eingehendere Beobachtungen angestellt. Die Kehloszillationen treten hier bei freien Tieren oft als ein sehr regelmäßiger periodischer Rhythmus auf, während andere Male aus unbekannten Gründen sowohl die Frequenz, als auch die Größe derselben veränderlich gefunden wird. Regelmäßiger wird ihr Rhythmus oft am Beginne der Periode — nach dem Lungenatemakte — schwach ausgeprägt gefunden, um allmählich sich zu verstärken. Auch nach Schließen der Augen pflegt er sich zu verringern, bis auch völlig zu verschwinden. Kurz vor dem Erscheinen des neuen Lungenatemaktes oder bald nachher werden die Kehlatembewegungen gehemmt, um wiederum am Ende der Inspiration, aber öfters erst am Beginne der Exspiration, insbesondere aber beim Uebergange der letzteren in die Ruhepause zum Vorschein zu kommen. Es wird da also teilweise eine Verflechtung des Kehloszillationsrhythmus mit dem Lungenatemakte wahrgenommen. — Nach Unruhe werden die Kehloszillationen oft vermißt. Bei der Erholung aus der Sauerstoffmangelparalyse werden lange Zeit allein vereinzelte Lungenatemakte ohne Kehloszillationen dazwischen beobachtet.

Der Rhythmus der pressorischen Schluckatembewegungen scheint hauptsächlich in der Not, insbesondere nach Behinderung der lungenventilierenden Thoraxbewegungen sein Spiel zu entwickeln. Diesen Rhythmus allein vergleicht Siefert mit den Verhältnissen bei den Amphibien (und zwar mit den sogenannten aufblähenden, nach Knoll, s. p. 737, „einpumpenden“, nach Wedenskij, s. p. 735, Lungenatembewegungen).

Was die nervösen Bedingungen der Schluckatmung betrifft, so ist Siefert geneigt bei Thoraxeröffnung den Impuls dafür in dem Kollabieren der Lungen zu suchen, also eine reflektorische Vermittelung anzuerkennen; dies ist, allerdings auf anderem Wege, auch dann der Fall, wenn dieser Atemtypus durch Druck auf den Thorax hervorgerufen wird. Aber auch innere Reize können den Schluckatem-

rhythmus auslösen: so die Erstickung (s. p. 834 u. f.); auf diese Weise ist vielleicht auch die Druckatmung nach Durchtrennung des Rückenmarkes unterhalb der Medulla oblongata bedingt, denn (s. p. 832) sie stellt sich ungefähr eine ähnliche Zeit nach Einstellung der Thoraxatembewegungen ein, wie am intakten Tiere im Erstickungsversuche. Endlich besteht die Möglichkeit, daß die p. 826 behandelte „thermische Polypnoë“ eigentlich (oder in gewissen Fällen?) den Schluckatemrhythmus betrifft und nicht im Zusammenhange mit dem einsaugenden Mechanismus der Lungenventilation zu besprechen ist.

Ueber die Schluckatembewegungen und Rippenatembewegungen erwähnt Siefert, daß ihr Auftreten teilweise zueinander in Beziehung steht, indem, z. B. nach Eröffnung des Thorax (wobei „die Vagi außer Funktion gesetzt werden“), beide Arten von Atmung in gleicher Weise verlangsamt werden. Wenn bei „Dyspnoë“ (es wird Erstickung gemeint) die Frequenz der Rippenatmung auf zwei in 1 Minute gesunken ist, so erfolgen im Anschlusse auch nur zwei Schluckatmungen; und ist schließlich nur noch alle 2 oder 3 Minuten je eine Rippenatmung vorhanden, so ist auch die Schluckatmung entsprechend verlangsamt.

Allerdings führt Siefert auch ein solches Verhalten an, daß nach einer Reihe „typisch dyspnoischer“, von Schluckatmungen begleiteter Thoraxexspirationen einige anscheinend ganz normale Rippenatmungen auftreten, an welche sich aber keine Schluckbewegungen anschließen.

Siefert ist geneigt, für die Schluckatmungen ein eigenes Zentrum anzunehmen, das allerdings mit dem Zentrum der Rippenatembewegungen in enger Beziehung stehen würde. Er meint sogar, daß es möglich wäre, eine Verschiedenheit der Lokalisierung der beiden zentralen Apparate an genügend großen Sauriern oder Schildkröten nachzuweisen, indem es wahrscheinlich wäre, daß (ähnlich wie bei den Amphibien, deren Lungenatemmechanismus mit dem Schluckatemmechanismus der Reptilien wesentlich übereinstimmt) das Atemzentrum für pressorische Kehlbewegungen in den vorderen Teilen der Oblongata liegt, dagegen das „Rippenatem“-Zentrum mehr distal.

Es scheint im ganzen, daß das „Schluckatem“-Zentrum der Reptilien ein in „rudimentärem“ Zustande befindlicher Mechanismus ist, der nur unter gewissen Bedingungen in Tätigkeit gesetzt wird (bei den Schlangen ist er gar nicht vorhanden, für die Krokodilier wird er, soweit uns bekannt, nicht angeführt; Babák [3] hat bei den Krokodiliern keine Schluckatmungen, auch nicht bei der Erstickung, gesehen). Die Ansicht, daß es sich da um eine von den amphibienartigen Vorfahren der Reptilien ererbte, aber schon verkümmerte nervöse Vorrichtung handelt, ist sehr bestechend; während der Saugmechanismus der Rumpfatmungen bei den Reptilien eine hochgradige Entwicklung aufzuweisen hat, wurde der Druckmechanismus der Kopfatmungen in den Hintergrund gerückt; in dem Rumpfatemtypus und den entsprechend entwickelten zentralen Atemorganen der Reptilien liegt eine von den Vögeln und Säugetieren weiter vervollkommnete Evolutionsbahn der Lungenventilation vor uns.

Zur Bedeutung der Lungensäcke.

Wie schon WINTERSTEIN in diesem Teile des Handbuchs p. 192 hervorgehoben hat, sind die sackartigen Abschnitte der Lungen bei einigen Reptilien — „Lungensäcke" — nicht als Gaswechsel verrichtende Organe anzusehen. In anatomischer Hinsicht s. bei MILANI (68).

Bei PAGENSTECHER (71) wird besonders die Lunge der Schlangen erwähnt, wo der hintere Abschnitt (z. B. Pythoniden) ganz dünnwandig ist und sich so als „pneumatischer Sack" deutlich von dem „fleischigen" Vorderabschnitte absetzt; es werden verschiedene Möglichkeiten über die Bedeutung dieses Gebildes angeführt, insbesondere daß es einen „Luftvorrat für die Atmung während der Verengerung der Luftröhre durch das Schlingen gewähre" und die Luft „in der Ausatmung dem vorderen Lungenabschnitte zutreiben" dürfte; der Sack soll „in der Ausatmung vollständiger entleert und in der Einatmung vollkommener mit frischer Luft gefüllt werden als der respiratorische Abschnitt mit seinen Balken und Alveolen". Ueber die Bewegungen der Lungen bei den Schlangen sogar bei verschlossenen Nasenlöchern s. den weiteren Abschnitt. Ueber verschiedene Luftsäcke s. auch im spez. Teile dieser Abhandlung.

Wir haben schon p. 818 KAHNS (55) Meinung erwähnt, daß die dritte, aktiv exspiratorische Phase der Atembewegung (bei verschlossener Atemspalte) die Luft aus den Lungen in die Lungensäcke einpressen könnte oder, wenn der Glottisverschluß vor die Beendigung der Inspiration fallen würde, durch die letztere die Luft aus den Lungensäcken in die Lungen ansaugen würde, worauf bei nachfolgender Exspiration die umgekehrte Strömung zustande käme. KAHN berichtet weiter über starke Aufblähung der in oberem Bauchraume liegenden, nachher tief hinabreichenden unteren Abschnitte der Lungen folgendermaßen. Bindet man einer Eidechse die Beine paarweise aneinander, und wirft sie ins Wasser, so schwimmt das Tier ohne die geringste Bewegung auf der Oberfläche; der untere Brust- und der obere Bauchteil ist mächtig hervorgewölbt, und mit den Fingern fühlt man die pralle Spannung der oberen Bauchdecken. Es läßt sich beobachten, daß die letzte Thoraxbewegung vor der Atmungseinstellung im Wasser gewöhnlich in exspiratorischem Sinne verläuft, wodurch eine gewisse Luftmenge aus dem oberen Teile der Lungen in das Reservoir gedrückt wird. Aeußerlich ist auch sonst diese der Füllung der Luftreservoire dienende Bewegung als die letzte Phase der dreiteiligen Thoraxbewegung sichtbar (s. p. 817); die Luftverteilung in diese Lungensäcke wird in verschiedener Weise vor sich gehen, je nachdem der Glottisschluß an das Ende oder vor das Ende der Inspiration fällt. KAHN gibt an, daß durch die Kopfkappe in den Pneumatographen atmende Eidechsen oft ganze Gruppen von Respirationsbewegungen machen, ohne daß der Hebel des Apparates den geringsten Luftwechsel anzeigt; es war offenbar die Glottis verschlossen, und die Thoraxbewegungen dienten der Verteilung der Luft in den Lungensäcken. — Vielleicht kommt dieser Vorgang auch beim freilebenden Tiere vor.

Wie ersichtlich, erinnern einige Momente in dem Verhalten des Atemmechanismus an die Verhältnisse bei den Vögeln; allerdings müßte man erst spezielle Untersuchungen darüber anstellen, inwiefern die sackartigen Auswüchse der Lungen bei den Reptilien tatsächlich durch eigene Abänderungen des Atemmechanismus ventiliert werden, und ob man wirklich hier eine Analogie mit den Luftsäcken der Vögel aufstellen könnte. Es ist möglich, daß es sich bei den Reptilien wieder um andere spezielle Einrichtungen handelt als bei den Vögeln, wenn man hierbei z. B. die weitreichende Kontraktionsfähigkeit ihres Lungengewebes erwägt (s. den weiteren Abschnitt).

Ueber die aktiven Lungenbewegungen.

Die ersten Beobachtungen über die Kontraktilität der Reptilienlungen scheint P. BERT (6) gemacht zu haben. Er hat gefunden, daß Induktionsströme bei direkter Reizung eine auffällige Kontraktion der Lunge bei der griechischen Schildkröte hervorrufen, fast noch mehr bei der Eidechse (*Lacerta ocellata*); bei den Schlangen aber wurde die Reaktion nur am eigentlichen respiratorischen Abschnitte der Lunge nachgewiesen, während der membranöse Reservoirsack derselben in dieser Hinsicht kaum in Betracht kommt. In ihrem Charakter ergaben die aufgenommenen Kurven eine wesentliche Uebereinstimmung mit den Zusammenziehungen der glatten Muskulatur.

Nachher haben FANO und FASOLA (31) bei *Emys europaea* zweiphasische Kontraktionen der Lungen registriert, zuerst eine rasche, die nachher in eine gedehnte überging, und haben diese Erscheinung mit der Reaktion der sichergestellten quergestreiften neben der glatten Muskulatur der Lunge in Beziehung gebracht (s. noch weiter bei Besprechung der Ergebnisse von FRANÇOIS-FRANCK).

In KAHNS (55) Untersuchungen sind nach hoher Rückenmarksdurchschneidung (s. p. 832) aktive, in sehr langsamem Rhythmus erfolgende Lungenbewegungen erschienen; nach der Meinung des Autors könnten sie auch sonst bestehen und vielleicht sogar dem dritten Teile der äußerlich erkennbaren dreiphasischen Thoraxbewegung entsprechen: die Lungen würden unter gewissen Verhältnissen nach jedem Glottisschluß ihr Volumen zu verkleinern trachten. Es wären diesbezügliche Untersuchungen erforderlich. KAHN bemerkt, daß er den Zweck dieser Erscheinung nicht anzugeben vermöge. Vielleicht könnte durch die Luftkompression der respiratorische Gaswechsel in den Lungen gefördert werden? — Sonst bemerkt KAHN noch, daß bei der Reizung des peripheren Halsvagusstumpfes sich die Lungen maximal kontrahieren. Nach Durchschneidung der Vagi bleibt das oben erwähnte rhythmische Spiel der Lungen aus. Bei den Schlangen kontrahieren sich die Lungen bei peripherer Vagusreizung, aber die bei den Eidechsen erwähnten rhythmischen Kontraktionen sollen fehlen.

FRANÇOIS-FRANCK (35—37, 44) hat sich mit der Frage der Lungenbewegungen eingehend beschäftigt. Es hat sich vor allem herausgestellt, daß die griechische Schildkröte keinen „vorderen Diaphragmamuskel“ besitzt; es kommen aber gerade im Bereiche des letzteren (nach FANO und FASOLA aber auch im Lungengewebe selbst) quergestreifte Muskelfasern bei *Emys europaea* vor, während die griechische Schildkröte nur glatte Muskelelemente aufweist. Die experimentelle Untersuchung der Bewegungen der Lungen hat er an mehr oder minder isolierten Organen, aber auch an sonst normal atmenden Tieren mit verschiedenen Methoden ausgeführt (s. auch p. 819); wir beschränken uns auf die Wiedergabe der wichtigsten Ergebnisse derselben, indem wir bezüglich der Einzelheiten und insbesondere der technischen Details auf die Originalarbeiten des Verf.s verweisen.

Im allgemeinen zeigen die Kontraktionen der Lungen, insbesondere nach Luftdruckkurven untersucht, die Eigenschaften der glatten Muskulatur, doch scheint es, daß die Lunge gegenüber den meisten glatten Muskeln bei wiederholten Reizen erst bei verhältnismäßig rascher Folge der letzteren mit einem vollkommenen Tetanus reagiert (z. B. bei 0,5 Sek.-Intervallen). Der mittlere Abschnitt der Lunge, von einer bindegewebigen Hülle bedeckt, reagiert nicht, wenn die entblößten Endabschnitte der Lunge schon deutlich antworten. In Uebereinstimmung mit den histologischen Befunden von FANO und FASOLA, sowie des Autors, daß die Muskulatur insbesondere am proximalen, am wenigsten am distalen Ende entwickelt ist, befindet sich die Tatsache, daß die stärksten Effekte in den Druckkurven bei Reizung des Vorderabschnittes erzielt werden. Es ist dies das Lungengewebe selbst, welches reagiert, nicht die Fortsetzung der Bronchen in das Lungengewebe.

Die Kurven der Lungenkontraktionen nach direkter und nach Vagusreizung sind durchwegs ähnlich, nur daß der Effekt der Vagusreizung größer ist (da die gesamte Muskulatur der Lunge reagiert) und länger andauert. Die Vagusreizung hat streng unilaterale Wirkung; auch am intakten Tiere läßt sich dies nachweisen, und zwar ist die Kontraktion der gereizten Lunge deutlich von einer durch die Aspirationswirkung der letzteren bewirkten Dilatation der anderen begleitet.

Was die direkte und die reflektorische Wirkung der Vagusligatur auf die Lungen betrifft (die Wirkungen auf den Atemmechanismus s. p. 829), so erscheint unmittelbar eine Kontraktion der gleichseitigen Lunge mit (dadurch aspiratorisch bedingter) Dilatation der anderseitigen, wenn der Vagus der anderen Seite durchschnitten ist — oder mit reflektorisch hervorgebrachter Kontraktion der anderseitigen Lunge, wenn der Vagus der anderen Seite erhalten ist (auch bei elektrischer Reizung des zentralen Vagusstumpfes wird in diesem Falle die anderseitige Lunge kontrahiert); weiter aber wird auf der Gegenseite — z. B. nach rechter Vagotomie in der linken Lunge — während der interexspiratorischen Pause periodisch (z. B. in je zwei Respirationen) eine deutliche Kontraktion beobachtet, gefolgt von entsprechender (respiratorisch bedingter) Dilatation der rechten Lunge, welche Erscheinung nach anderseitiger Vagotomie verschwindet.

Bemerkenswert sind die spontanen rhythmischen Lungenkontraktionen nach Zerstörung des Rückenmarks, wie sie schon von Fano und Fasola beschrieben worden sind; sie verschwinden nach Läsion des Bulbus oder einseitig nach einseitiger Vagotomie. Solange die beiden Vagi intakt sind, erfolgen diese spontanen Kontraktionen synchron (wenn auch nicht gleich intensiv), außerdem kann die Bewegung auf einer Seite ausfallen. Nach François-Franck treten diese spontanen Kontraktionen auch am intakten Tiere auf, und während einer solchen Lungenbewegung steht das Atemspiel still (der Druck in der Leibeshöhle sinkt dabei deutlich ab); der Anlaß dazu ist in gewissen abnormen Verhältnissen zu suchen (z. B. es tritt die Erscheinung nach einer länger andauernden Verhinderung der Atmung auf, nachdem die Atembewegungen wieder begonnen haben). Nachdem diese rhythmischen Bewegungen verschwunden sind, lassen sie sich durch schwache (wiederholte) Reize, die sichtlich zentripetal einwirken, wieder hervorrufen (nach der Vagotomie nicht mehr). (S. auch Kahn.)

Die von Fano und Fasola bei *Emys europaea* nachgewiesenen Oszillationen des Tonus an isolierten Lungen konnte François-Franck bei *Testudo graeca* nicht wiederfinden.

Ueber die weiteren Ergebnisse der von François-Franck ausgeführten Untersuchungen (Ernährungsbedingungen der Lungenbeweglichkeit, Einfluß der Gifte usw.) s. die Orig.; wir bemerken nur noch, daß die Vaguswirkungen an den Lungen leichter auslösbar sind, als die Hemmung der Herztätigkeit.

Bei *Lacerta ocellata* hat François-Franck (41—43, 45) ebenfalls eingehend die Lungenkontraktilität studiert. Starke Muskelzüge bilden da gleichsam eine kontraktile Kapsel aus einem anastomosierenden Netzwerk, welches auf der Innenfläche der Lungen hervorragt; dem überwiegend transversalen Verlaufe der Muskelzüge gemäß, sowie wegen der Fixierung am distalen Ende wird das Organ bei der Kontraktion abgeplattet, ohne beträchtlich den Längsdurchmesser zu ändern. Am Uebergange des Bronchus in die Lunge besteht ein muskulöser Ring, der die Lunge vollständig verschließen kann. Von dieser Region nach hinten nimmt die Menge der Muskeln ab, und distal ist die Wand des Lungensackes dünn, ja durchscheinend, gleichsam ein Rudiment der Luftsäcke.

Die meisten Versuchsergebnisse befinden sich in Uebereinstimmung mit denjenigen bei der Schildkröte. Hervorzuheben ist, daß bei direkter lokalisierter Reizung partielle Ringkontraktionen beobachtet werden konnten. Bei verschlossener Luftröhre wird die Luft aus der einen, durch Reizung zur Kontraktion gebrachten

Lunge in die andere ausgepreßt, so daß beiderseits der Druck ansteigt. Die Aspirationswirkungen der Lungenkontraktion lassen sich besonders an der nachgiebigen Thoraxwand sowie auch Abdominalwand nachweisen. — Bemerkenswert ist weiter die leichte „Ermüdbarkeit" der Lungenmuskulatur von *Lacerta ocellata*, so daß länger andauernde Reizung nicht eine Dauerkontraktion, sondern deutlich einen Anlauf zur rhythmischen Tätigkeit auslöst; dieselbe Eigenschaft kommt auch darin zum Vorschein, daß nach stärkerer, wenn auch kurzer Reaktion auf verhältnismäßig kurzdauernde Reize eine schwächere sekundäre Kontraktion „spontan" nachfolgt. — Die Latenzzeiten der direkten sowie der indirekten Reizung sind deutlich kürzer als bei der Schildkröte. — Bei PREVOST und SALOZ (74) wird insbesondere über reflektorische Kontraktionen der Lungen nach mechanischer Reizung der Nasenflügel usw., sowie vom Vagus aus und bei Einwirkung von Giften berichtet.

Abweichend von dem Verhalten bei der Schildkröte (und von der Angabe bei P. BERT) übt jeder Vagus bei *Lacerta* beiderseitig eine motorische Wirkung auf die Lungen aus.

Beim Chamäleon sind im Grunde ähnliche Ergebnisse erzielt worden, wie bei den Schildkröten (FRANÇOIS-FRANCK, 39). Die digitiformen Fortsätze der Lungen besitzen fast keine Kontraktilität.

Spezieller Teil.

1. Chelonier, Schildkröten.

Die älteren Naturforscher hielten die Schluckatmungen für den eigentlichen Modus der Respiration bei den Schildkröten, und in dieser Hinsicht schien es ihnen vollkommen berechtigt, die Schildkröten mit den Fröschen zu analogisieren. Eine solche Schilderung finden wir z. B. noch bei MILNE EDWARDS (68 a), der allerdings geneigt ist, auch noch andere Mechanismen, aber nur als Hilfskräfte, zuzugeben; so z. B. erwähnt er, daß schon TAUVRY (1699) beobachtet haben sollte, daß die Kapazität der Leibeshöhle sich vergrößert, wenn die Schildkröte den Kopf und die Extremitäten aus der Skelettkapsel hervorstreckt, um zu kriechen, welchen Volumschwankungen er schon eine respiratorische Bedeutung zuschrieb. TOWNSONS (86) Nachweis, daß auch während der Ruhe Atembewegungen fortgesetzt werden, sowohl bei eingezogenen als auch bei ausgestreckten Gliedern (der Autor leitet die Inspiration von der Tätigkeit der queren Muskulatur im distalen Abschnitte des Rumpfes ab), und HAROS (52) Untersuchungen scheinen MILNE EDWARDS Ansicht besonders zu beeinflussen, obwohl PANIZZAS' (72) Ergebnisse noch größere Aufmerksamkeit verdienen. (TOWNSON hat weiter nachgewiesen, daß nach Eröffnung des Panzers die Füllung der Lungen vereitelt wird, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Fröschen.)

HARO gibt folgenden Bericht über die Atembewegungen der Schildkröten: Bei der Atmung sind ihre Kiefer aneinander gepreßt, die Kehlgegend wird dilatiert, der Kopf wird gleichzeitig hervorgezogen und die Schultern werden emporgehoben; nachher wird die Kehlgegend platt und der Kopf sowie die Extremitäten werden „kontrahiert"; werden die Nasenöffnungen künstlich verschlossen, so öffnet das Tier nach unnützen Bemühungen den Mund und ventiliert auf diese Weise die Lungen. Nach der sorgfältigen Entfernung des Bauchschildes (wobei fast kein Blutverlust eintritt) wird die Respiration fortgesetzt; die aponeurotische feste Membran bildet durch ihre Fortsätze vier Säcke: in zwei von denselben sind die Lungen enthalten,

in einem die Baucheingeweide, im letzten soll Luft enthalten sein; alle vier Säcke kommunizieren untereinander: bei der Inspiration werden zuerst die Lungensäcke dilatiert, von ihnen aus nachher die anderen Säcke (indem die Schultern erhoben und der Hals eingezogen wird); bei kräftigem Druck auf die Extremitäten und den Kopf werden um die Extremitäten lufthaltige Erweiterungen unter der Haut gebildet, und endlich wird die Exspiration erzwungen, wobei sämtliche Säcke zusammenfallen. Nach der Eröffnung „des großen Reservoirs“ setzt das Tier die Lungenventilation fort, nach der Verstopfung des Loches werden die Luftsäcke wieder gefüllt. Nachdem die Nasenöffnungen verschlossen worden waren, exspirierte das Tier durch den geöffneten Mund. Während die Exspiration auf einmal erfolgte, war die Inspiration bis sechsphasig. Bei der Lokomotion ist jede Extremitätenbewegung mit einer leichten Exspiration verbunden (wenn die distalen Extremitäten den Panzer nach vorn schieben), wonach eine kurze Inspiration folgt, wenn sich die proximalen Extremitäten verlängern, um sich auf den Boden zu stemmen; in der Ruhe kommen bis 2 Minuten lange Intervalle vor. Die Hauptaufgabe kommt den Vorderextremitäten und dem Halse zu, wogegen die Hinterextremitäten nur dadurch an der Ventilation teilnehmen, daß sie die großen Luftsäcke komprimieren. Nebstdem gibt es hinten zwei Muskelpaare, welche den hinteren Lungenabschnitt entleeren sollen, während nach anderen nur das innere auf diese Weise wirkt, das äußere aber die Lungenkompression aufhebt und die Luftaufnahme bedingt; für größere Wirkungen sind aber diese Muskeln zu schwach. Auch vorn kommen zwei ähnliche Muskeln vor (zwischen dem vorderen Panzerkamm und äußeren Rande der Clavicula), welche die Lungen von vorn nach hinten komprimieren und die Luft nach hinten pressen.

Haro gegenüber hat Panizza (72) bei der Erdschildkröte, an welcher Haro experimentiert hatte, zwar in der Gegend der Vorderextremitäten bei der Inspiration eine Anschwellung beobachtet, aber nach der Eröffnung der Haut sah er nur ein weiches Fettpolster über den Muskelschichten, keinen Luftsack; ähnliches sieht man an den hinteren Extremitäten. Nach der Durchlöcherung der Leibeshöhle wird jede Lungenventilation vereitelt, ähnlich wie bei den höheren Wirbeltieren. Von Bedeutung sind aber insbesondere weitere Beobachtungen an einer Meerschildkröte, welche niemals den Kopf in den Panzer einzieht; nach der Eröffnung der Luftröhre wurde distalwärts eine Kanüle eingeführt; die Atembewegungen wurden ohne jede Störung fortgesetzt, ein an der Kanülenöffnung gehaltenes Federchen gab den Lufteintritt und -austritt kund. Dadurch ist Haros Angabe über die Eigenbewegung des Rumpfes bei den Schildkröten gegenüber der Annahme eines respiratorischen Schluckmechanismus entschieden bewiesen.

Mitchell und Morehouse (69) kamen nach eingehender Erforschung des Pharynxgebietes, der Larynxnerven, der Atemmuskeln und des Anteiles dieser sämtlichen Organe an den Atembewegungen der Chelonier zu dem Schlusse, daß die Inspiration und die Exspiration durch die Tätigkeit der zwischen dem Schilde und dem Plastron gelegenen Muskeln zustande kommt.

Als Exspirator fungiert jederseits ein aus zwei Bäuchen (welche durch eine starke Sehne verbunden sind, „die sich in der Medianlinie weiter fortsetzt“) bestehender Muskel: die Kontraktion der vier Muskelbäuche drückt die Eingeweide gegen die Lungen; als Inspiratoren betätigen sich jederseits seitlich gelegene Muskeln, welche man mit dem Zwerchfell vergleichen könnte. Während der In- und Exspiration bleibt die Glottis offen; die Offenhaltung derselben wird durch einen Dilatator bewirkt, der vom N. laryngeus sup. und inf. versorgt wird, während der

Verschluß nur vom N. lar. sup. aus zustande kommt, wobei die elastische Kraft der Glottisknorpel die Schließung fördert (ohne N. lar. sup. kann die Glottis zwar noch weiter geöffnet, aber nur unvollständig durch diese elastischen Kräfte verschlossen werden). Das Chiasma der beiden Laryngei sup. ermöglicht nach einseitiger Durchtrennung (sowie nach beiderseitiger der Nn. lar. inf.) teilweise Oeffnung und Schließung der Glottis. — Im ganzen soll das Atemgeschäft weit ähnlicher demjenigen der höheren Wirbeltiere als demjenigen der Amphibien sein. (Die Autoren haben das Vorhandensein der Schluckatmung auf Grund ihrer Versuche überhaupt geleugnet, was aber unrichtig ist, s. weiter.)

P. Bert (5) hat mittels einer Kopfkappe dreiphasische Atemkurven, bei denen die Exspiration in zwei Teilen erfolgte (getrennt durch eine lange Ruhepause in partieller Aufblähung), aufgezeichnet, und ganz gleiche auch von dem distalen Ende der durchtrennten Trachea (keine dagegen von dem proximalen Ende, während der Kehloszillationen); auch beim normalen Tiere, dessen Mund künstlich offen gehalten wurde, und bei stark ausgestreckt gehaltenen Extremitäten und Kopfe waren die Atemkurven wesentlich gleich (nur wenn alle Glieder ausgestreckt fixiert wurden, deutlich kleiner); bei mit Gewalt retrahiert gehaltenen Hinterextremitäten oder aber Vorderextremitäten + Kopf sind die Exkursionen kleiner, bis auch nur einfache geringe Zacken oberhalb der Ruhepauselinie zustande kommen; aber bei forcierten Atemakten treten dennoch normale, nur kleinere Kurven auf: wenn alle Glieder im Retraktionszustande gehalten werden, bestehen nur kleine einfache Zacken: es ist also eine wichtige Beziehung zwischen den Atem- und Gliederbewegungen vorhanden. Durch elektrische Reizung der nach Entfernung der Ventralplatte des Panzers fächerartig zu der letzteren hinziehenden Muskelfasern hat er schwache Exspirationsbewegungen registriert, wie dies schon Townson, Duvernoy und Mitchell vermutet hatten; die Inspiration wird durch den von Townson und Mitchell beschriebenen Muskel vollführt (Duvernoy hatte dies in Abrede gestellt).

Auch Garrod (48) hat auf Grund seiner Untersuchung toter Exemplare von *Trionyx perocellatus* auf die Möglichkeit hingewiesen, daß die Extremitäten sowie Hals mit Kopf an dem Atmungsmechanismus teilnehmen. Wenn er den Thorax von *Trionyx* seitlich komprimierte, wodurch der Hohlraum desselben vergrößert wurde, so wurden die erwähnten Körperteile zurückgezogen, beim Nachlassen des Druckes aber wieder ausgestreckt. Die Aktivität der Ventilation hängt wahrscheinlich von dem Betrag der bei der Lokomotion verwendeten mechanischen Kräfte ab.

Pagenstecher (71) läßt die Möglichkeit zu, daß bei denjenigen Schildkröten, wo die Rücken- und Bauchplatte nicht vollständig zusammengewachsen ist, oder bindegewebige Verbindungen bestehen, oder wo der vordere (Pyxis) oder hintere (Cinixys) Teil klappenartig abgegliedert ist, besonders bei den Trionychiden, klappenartige Bewegungen zwischen dem Carapax und Plastron der Atmung dienen können; es mögen Hebungen und Senkungen des Plastrons vorkommen (auch bei den Seeschildkröten). Sonst leitet er die Exspiration von den Bauchmuskeln ab, die das Plastron senken oder nur die Seiten der Leibeshöhle komprimieren; im besonderen bespricht er den M. diaphragmaticus, der bei *Emys* in drei Bündeln vom 3. und 4. Wirbel und dem 3. Rippenfortsatz zur lateralen und medialen Lungenfläche zieht und zum Bauchfell sich hinüberschlägt: seiner Meinung nach soll er bei stark ausgedehnten Lungen eher eine Exspiration bewirken; weiter wird die Exspiration durch die Muskeln, welche insbesondere die Extremi-

täten und den Hals einziehen, gefördert. Die Inspiration läßt er einerseits durch die Streckung der Glieder, aber sonst durch Schluckatmung, wie die älteren Zoologen, erfolgen.

Die unter BJELETZKYS Leitung von DUBJAGA (25) vorgenommenen graphischen Registrierungen schätzen die mittlere Dauer der einzelnen Atemphasen (Ausatmung — Einatmung — allmähliche sekundäre Ausatmung — Pause) zu 3,3 : 4,8 : 20,3 : 6,1 (bis 45) Sek. Auch in der Rückenlage, sowie wenn der Kopf und die sämtlichen Extremitäten herausgezogen und in dieser Lage fixiert wurden, bestand der normale Atmungstypus. Zieht man aber nur den Kopf oder nur die Extremitäten heraus, so wird die Einatmung erschwert; wurden der Kopf und die Extremitäten mit Gewalt unter den Schild gedrückt, so blieb die Atmung bis eine halbe Stunde aus. Die Atmungskurven änderten sich nicht, wenn der Mund künstlich offen gehalten wurde. Aber bei einem Tier mit eröffneter Leibeshöhle wurden die Lungen durch Schluckbewegungen gefüllt. — Die normale Atmung soll durch die mit der Dorsalplatte bis zu einem gewissen Grade beweglich verbundene Brustplatte bewirkt werden, indem bei der Ausatmung ihr vorderes Ende sich von der Wirbelsäule entfernt, das hintere derselben sich nähert, bei der Einatmung umgekehrt; bei der Ausatmung sinkt die weiche Bauchwand ein, bei der Einatmung tritt sie hervor. Die Ausatmungsmuskeln sollen in der Beckenregion liegen (gegenüber P. BERTS Ansicht).

Auf Grund der anatomischen Verhältnisse hat SABATIER (76) den Extremitätengürteln große Bedeutung für den Respirationsmechanismus der Schildkröten zugeschrieben.

Diese bilden gleichsam zwei die Eingeweide von vorn und hinten abgrenzende Knochenringe, welche durch ausreichend nachgiebige Ligamente (am Scapulum und Os ilei) an der Wirbelsäule befestigt sind, um um diese Aufhängepunkte oszillieren zu können, indem sie sich konvergierend oder divergierend bewegen: im ersten Falle drücken sie die Eingeweide und folglich die Lungen zusammen, im zweiten läßt der Druck nach, es erfolgt Exspiration und Inspiration; dabei hat der proximale Gürtel — bei seiner größeren Freiheit und den stärkeren Muskeln — das Uebergewicht. Der Autor beschreibt ausführlich die inspiratorisch und exspiratorisch tätigen Muskelgruppen: die Inspiration soll bewirkt werden durch den Pectoralis minor (Serratus magnus BOJANUS, OWEN, vom Innenrand des Coracoids und der fibrösen Arkade zwischen dem letzteren und dem Procoracoid zur 1. und 2. Rippenplatte) vorn und Retrahens pelvim (vom Schambeine und von der Beckenapophyse zum Ende des Xiphoplastrons) hinten, die Exspiration durch den Pectoralis major und „grand dorsal“ (vom Humerus zur Mittel- und Vorderregion des Plastrons, und zur Innenfläche der 1. Rippenplatte) vorn und dem Attrahens pelvim (vom Schambeine und der Beckenapophyse nach vorn zum Plastron). — Bei *Testudo mauritanica* betrug die beim Atmen eingesogene Luft $^1/_{25}$, bei sehr starker Inspiration bis $^1/_{10}$ des Rauminhaltes der Leibeshöhle.

CHARBONNEL-SALLE (12) hat für *Cistudo europaea*, welche BOJANUS anatomisch, und *Chelydra serpentina*, welche WEIR-MITCHELL auch physiologisch untersucht hatten, genügende inspiratorische (M. obliquus abdominis) und exspiratorische (M. diaphragmaticus von BOJANUS und M. transversus abdominis) Muskelkräfte gefunden, doch scheint ihm ähnliches bei den Landschildkröten, durch *Testudo graeca* repräsentiert, nicht vorzukommen, indem hier der M. diaphragmaticus

(zwischen dem Panzer und der aponeurotischen von unten die Eingeweide deckenden Membran) überhaupt fehlt und die übrigen Muskeln sehr schwach sind. Doch ist die Menge der Respirationsluft bei *Testudo* ganz beträchtlich (ähnlich wie SABATIER bei *Testudo mauritanica* fand der Autor im Durchschnitte 12 ccm, bei tiefen Atemzügen aber sogar 22 ccm), und der Inspirationsdruck (15 mm Hg) sowie Exspirationsdruck (25 mm Hg) zeugen ebenfalls von ausgiebiger Muskeltätigkeit: im Vergleiche mit den Verhältnissen beim Menschen besitzen die Chelonier sogar eine (relativ) doppelt so hohe Respirationskapazität. — Nach Eröffnung des Plastrons im Gebiete der Symphysis registrierte der Autor rhythmische, in der sagittalen Richtung erfolgende Bewegungen derselben (etwa 1 cm weit), welche synchron mit den von den Nasenlöchern aus registrierten Atemzügen sind: auch die schwächsten Respirationsbewegungen geben sich durch gleichzeitige Verschiebungen des Beckengürtels kund; diese bestehen aus einer Bewegung nach vorn während der ersten Phase der Exspiration, Rückwärtsbewegung während der Inspiration, neuer Vorwärtsbewegung während der zweiten Phase der Exspiration; in der Pause zwischen den beiden Exspirationsphasen ist der Beckengürtel unbeweglich. Es besteht eine minutiöse Uebereinstimmung zwischen dem Aussehen der Beckengürtel- und Respirationskurven, abgesehen davon, daß der Anfang der Respirationskurve ein wenig hinter demjenigen der Beckengürtelkurve bleibt. Gleichzeitig werden Bewegungen des Schultergürtels (Fig. 150, 151) vollführt, doch sind diese keinesfalls, wie es SABATIER dargestellt hatte, bloße Totalverschiebungen der letzteren um die Wirbelgelenke,

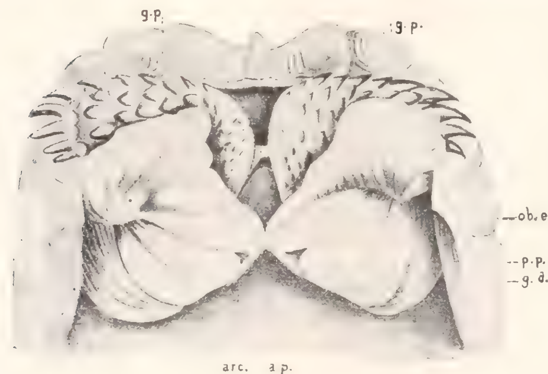


Fig. 150. *Testudo graeca*. Der Vorderteil in der Rückenlage nach Entfernung des Bauchschildes. (Nach CHARBONNEL-SALLE, 12). Exspirationsstellung (s. Fig. 151): beide Hälften des Schultergürtels maximal voneinander entfernt; *gp* der große Brustmuskel, *pp* der kleine Brustmuskel, *gd, obe* die übrigen Muskeln des Schultergürtels, *ap* Vorderteil der visceralen Aponeurose, *arc* (arcade coracoprocorac.) das fibröse Band zwischen Coracoid und Procoracoid.

sondern, da die Procoracoide mit dem Entoplastron ligamentös verbunden sind, bewegt sich bei der Inspiration jedes Coracoid bogenförmig von innen nach außen, um eine zwischen den beiden Anheftungen (fast) vertikal verlaufende Achse; nebenbei erfolgt eine leichte Entfernung der beiden Hälften des Gürtels. Es besteht wieder eine wesentliche Uebereinstimmung ihrer Graphik mit den Atembewegungen (Fig. 152), wobei wiederum die Verspätung der letzteren zutage tritt, so daß die Gürtelbewegungen als das Primäre des ganzen Geschehens gelten müssen.

Durch künstliche Fixierung der Gürtel durch verschiedene Methoden konnte CHARBONNEL-SALLE sicherstellen, daß nur bei

Freiheit derselben die eigentlichen, durch den speziellen Rhythmus charakterisierten Atembewegungen vorkommen; nach der Fixierung der beiden Gürtel bleiben ganz geringe und — wenn man nach dem Kurvenbeispiel urteilt — viermal frequentere Respirationsbewegungen übrig: dem Schultergürtel kommt größere Bedeutung zu. (Die Verhältnisse der Ventilation illustriert der Autor durch ein geeignetes Schema.)

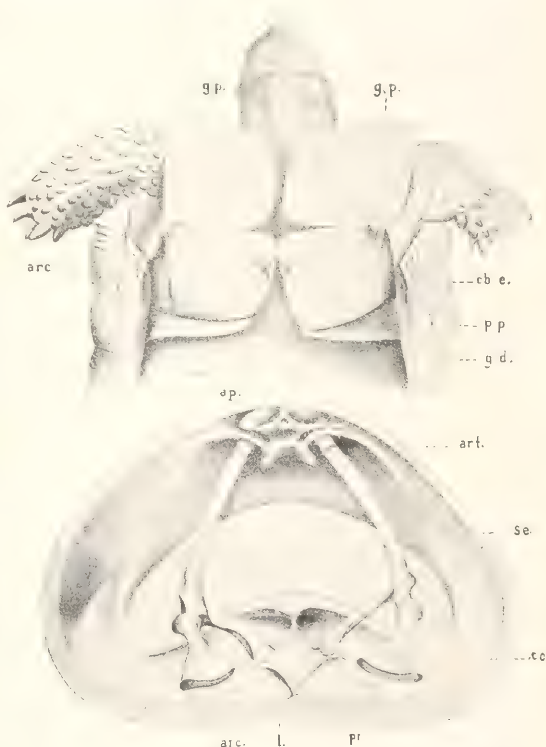


Fig. 151. *Testudo graeca.* (Nach Charbonnel-Salle, 12.) Oben (s. Fig. 150) der Vorderteil in der Rückenlage nach Entfernung des Bauchschildes, Inspirationsstellung: beide Hälften des Schultergürtels maximal aneinander genähert. — Unten der quere Durchschnitt, um die normale Lage des Schultergürtels zu zeigen; *se* Scapula, *co* Coracoid, *pr* Procoracoid, *arc* das fibröse Band zwischen den beiden letzteren, *art* Gelenk zwischen der Scapula und dem 8. Halswirbel, *l* Ligamentum zwischen Procoracoid und Entoplastron.

Bei *Cistudo europaea* ist das Plastron gegen den Carapax leicht beweglich; nach Anwendung derselben Methoden findet der Autor, daß zwar auch hier Verschiebungen der Gürtel während der Respirationsbewegungen vorkommen, doch wird auch nach der Immobilisierung der Gürtel der Atemrhythmus genügend ausgiebig fortgesetzt, indem die Mm. obliquus, diaphragmaticus und transversus stark tätig sind; auch durch direkte Muskelreizung lassen sich erhebliche Unterschiede zwischen *Testudo* und *Cistudo* sicherstellen. Die Wasserschildkröten, ausgezeichnet durch große Längsentwicklung des schützenden Plastrons, haben an Größe der lateralen Ausschnitte und der daselbst gelegenen Respirationsmuskeln eingebüßt. Der Autor führt nach Duméril und Bibron die Gattung *Chelys* an, bei der der Beckengürtel mit dem Plastron verschmolzen ist, als Beleg der geringeren Bedeutung des Beckengürtels für die Respiration und der geringen Bedeutung der Extremitätengürtel für dieselbe bei den Wasserschildkröten überhaupt.

Bei *Cistudo europaea* erscheint nach CHARBONNEL-SALLE die Atempause in voller Inspiration („ähnlich wie bei den Schlangen"); unmittelbar nach der Erweiterung der Leibeshöhle erfolgt der Glottisverschluß. — COUVREUR (16, 21) hat hier aber auch in „demi-inspiration" Pausen auftreten sehen, und zwar auch bei der Registrierung aus der Trachea; er gibt z. B. folgendes Atembild an: große Inspirationsbewegung, 12—15 Sek. Pause, Beendigung der Inspiration, plötzliche Exspiration, Pause in der Exspiration. Zuweilen (ja oft) wird Atempause in voller Exspirationslage beobachtet. Insbesondere sollen die hinten erfolgenden Verschiebungen des Plastrons von Wichtigkeit sein (den vordereren gegenüber). — Im wesentlichen gleiche Ergebnisse wie bei *Testudo graeca* erwähnt COUVREUR (20) bei einer Meerschildkröte (die Atempausen dehnten sich bis auf 1 Stunde aus). Für *Thalassochelys caretta* gibt ROUCH (75) durch den Schultergürtel bewirkte Plastronverschiebungen an.

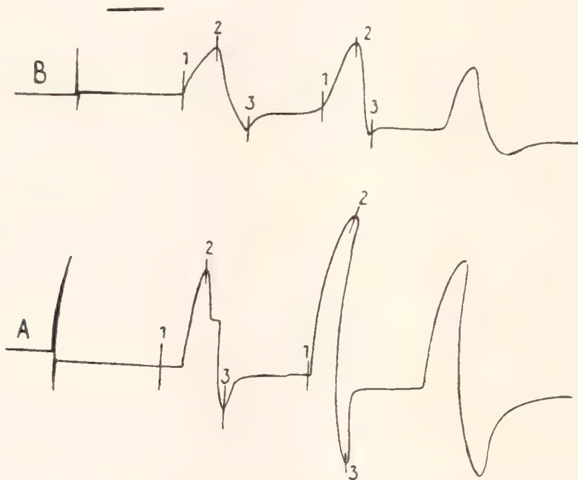


Fig. 152. **Atmung der Schildkröte.** (Nach CHARBONNEL-SALLE, 12): *A* Kurven der Druckschwankungen in der Luftröhre, *B* Kurven der respiratorischen Bewegungen des Schultergürtels; *1—3* die einander entsprechenden Phasen der beiderlei Atemkurven.

Nachher finden wir bei SIEFERT (81) Beobachtungen über den Atemmechanismus der Schildkröten. Insbesondere wird, wohl im Anschluß an CHARBONNEL-SALLE, über die Verschiebungen des Schultergürtels berichtet, welche auch unabhängig von erheblichen Bewegungen der Vorderextremität innerhalb weiter Grenzen bestehen: bei der Inspiration weichen die sich fast berührenden medialen Ränder der Epicoracoidknorpel auseinander, so daß die Längsachsen der beiden Coracoide einen spitzen Winkel miteinander einschließen (oder sogar fast parallel verlaufen, insbesondere bei sehr forcierten Inspirationen, bei denen auch die vorderen Extremitäten deutlich ausgestreckt werden). Als der Autor die Trachea mit einer MAREYschen Registriervorrichtung verband, konnte er, wenn die Coracoide passiv nur ganz wenig voneinander entfernt wurden, inspiratorische Schreibhebel-

bewegungen aufschreiben (bei völlig unter den Panzer eingezogenen Vorderbeinen), ebenso bei elektrischer Reizung der an der Dorsalfläche der Coracoide sich inserierenden Muskeln. Auch die vordere Partie der vom Bauchschilde ihren Ursprung nehmenden Muskelmasse wirkt inspiratorisch (M. attrahens et retrahens pelvis nach BOJANUS, M. rectus abdominis nach HOFMANN). Exspiratorisch sind insbesondere der M. transversus und obliquus abdominis tätig, weiter auch der M. diaphragmaticus; gleichzeitig mit der exspiratorischen Bewegung der mit der Trachea verbundenen MAREYschen Kapsel flachen sich die Bauchdecken ab und ziehen sich ein; auch durch elektrische Reizung der Seitenteile der Bauchwand werden exspiratorische Bewegungen erzielt.

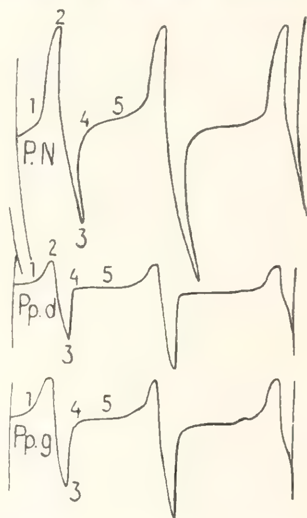




Fig. 153. Atmung der Schildkröte. (Nach FRANÇOIS-FRANCK, 44). Oben *PN* Kurven der Druckschwankungen in der Mundnasenhöhle, in der Mitte *Ppd* und unten *Ppg* direkt registrierte Druckschwankungen in der rechten und linken Lunge, bei offenem Larynx; *1—5* einander entsprechende Zeitpunkte der Atemphasen.

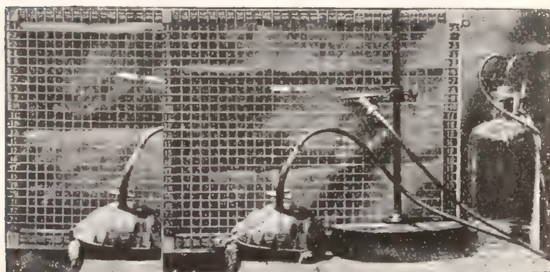
KAHN (55) hat bei *Emys europaea* nach Anbringen einer Kopfkappe bis über 20 Minuten lang audauernden Atemstillstand beobachtet mit nachfolgender Steigerung der Frequenz und Tiefe (s. p. 818) der Atmung, worauf erst allmählich die für die Eidechsen charakteristische Kurvenform erschien. Aber der Pneumatograph (s. p. 817) registriert nur zweiteilige Kurven mit an der Inspirationsseite liegenden Pausen, wobei die Tiefe der Atemlage in der Ruhe bedeutenden Schwankungen unterliegen kann. Nach Ausschaltung der Atemspalte wird aber ein dreiteiliger Atemtypus aufgezeichnet, bei Verwendung der MAREYschen Kapsel auch in der Norm (s. Eidechse und Ringelnatter); die Pause entspricht der Aufblähung, welche durch Glottisverschluß erhalten werden soll; nach Rückenmarksdurchschneidung sinkt der Hebel des Pneumatographen stufenweise bis sogar unter die Exspirationsgipfel der früheren Atmung.

Bemerkenswert ist die von DUBOIS (26) auf die Erforschung des Atemmechanismus der Schildkröten angewandte Methode der Radiographie, bei der die Verschiebungen des Becken- und Schultergürtels am intakten Tiere in der von CHARBONNEL-SALLE angegebenen Weise nachgewiesen werden konnten; die Bewegungen des Schultergürtels sind bei *Testudo graeca* weitaus bedeutender.

Zuletzt wollen wir FRANÇOIS-FRANCKS Ergebnisse besprechen, der neuerdings eine zusammenfassende Abhandlung über die Atmung der Schildkröten veröffentlicht hat (44), nachdem er schon seit Jahren in kleineren Mitteilungen das Wesentliche über den Fortgang seiner systematischen Untersuchungen veröffentlicht hatte (34—38; der Autor kennt eine ganze Reihe von Arbeiten, die wir zitieren, nicht). Er hat sich verschiedener Methoden (teilweise mehrerer auf einmal) bedient (Fig. 139, 153—155): nebst den Druckschwankungen in der Trachea hat

er Druckschwankungen in den Lungen selbst vermittels Durchlöcherung des Schildes aufgenommen, welch letztere Methode die Atembewegungen eines frei sich bewegenden Tieres bequem aufzuschreiben gestattet; weiter hat er von den Bronchien aus Registrierungen vorgenommen und respiratorische Druckschwankungen in der Leibeshöhle (Trepanation des Plastrons hinter der Pericardialregion) und in der Pericardialhöhle, Bewegungen der Glieder und der Kehle aufgezeichnet; gleichzeitig wurden chronophotographische Aufnahmen des ganzen Tieres und der Schreibhebel, welche Druckschwankungen in den Lungen aufschrieben, usw. gemacht.

An erster Stelle hebt FRANÇOIS-FRANCK die engen Beziehungen zwischen den Volum- oder Druckschwankungen in den Lungen und den Bewegungen der Glieder hervor, wobei er darauf Gewicht legt, daß nicht nur die von früheren Autoren geschilderten Bewegungen des Schulter- und Beckengürtels, sondern auch schon Verschiebungen der distalen Gliederpartien in Betracht kommen (was er bei befestigten eingeschobenen Extremitäten während der spontanen Kopfbewegungen oder durch passive Bewegungen des Halses an kuraresierten Tieren, sowie nach künstlicher Fixierung des Schulter- und Beckengürtels demonstriert). Umgekehrt läßt sich nachweisen, daß bei verschlossener Atemspalte Verschiebungen der Glieder schwieriger zustande kommen. — In Uebereinstimmung mit TOWNSON, MITCHELL und MOREHOUSE, sowie P. BERT hat er bei dauerndem Halten der Glieder in der Kapsel nach einiger Zeit die Rückkehr von annähernd normalen Atembewegungen (von den Lungen aus registriert) konstatiert und, ohne die Ergebnisse von SABATIER und CHARBONNEL-SALLE gekannt zu haben, dieselben (nach Trepanation und Bedeckung der Löcher mit Glasplatten, und auch vermittels Registrierung) von Verschiebungen des Schulter- und Beckengürtels abgeleitet; aber auch nach Immobi-



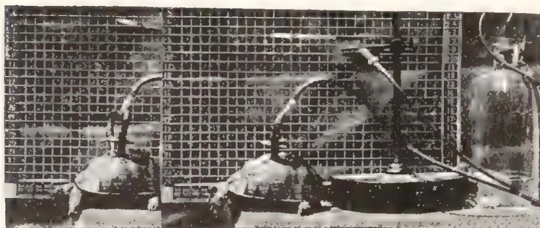


Fig. 154. Fragmente der chronophotographischen Aufnahme der Atembewegungen der Schildkröte. (Nach FRANÇOIS-FRANCK, 44). Einfluß der Gliederbewegungen auf die Atemventilation: oben links Einziehung des Halses (Expiration), rechts Streckung des Halses (Inspiration); unten links Rückbewegung der Vorderextremität (Exspiration), rechts Hervorstreckung derselben (Inspiration). Gleichzeitig werden Druckschwankungen in den Lungen aufgenommen.

lisation der letzteren (Fig. 155) bestehen noch, wenn auch verringerte, Schwankungen des Lungeninhaltes, durch den M. transversus (Exspiration) und M. obliquus (Inspiration) bedingt, wie dies schon die älteren oben zitierten Autoren behauptet haben: im wesentlichen behalten die Atemkurven auch hier noch den typischen dreiphasischen Verlauf. — Nachdem er den letzteren auch nach Ausschaltung des Larynx (Tracheotomie, Ligatur der Trachea) an den Atemkurven nachgewiesen hatte, findet er, daß sowohl die Bewegungen des Beckengürtels (s. CHARBONNEL-SALLE), als auch des Schultergürtels und der „tiefen Muskeln" selbst (nach Immobilisierung des Schulter- und Beckengürtels) von solcher Art sind, daß sie ohne Larynxvermittlung die „pause intermédiaire entre deux demi-exspirations" bedingen. Im ganzen läßt sich aber bei Verfolgung der Bewegungen des Larynx durch die offen gehaltene Mundhöhle wahrnehmen, daß die Eröffnung der Atemspalte mit der Inspiration, das (allerdings

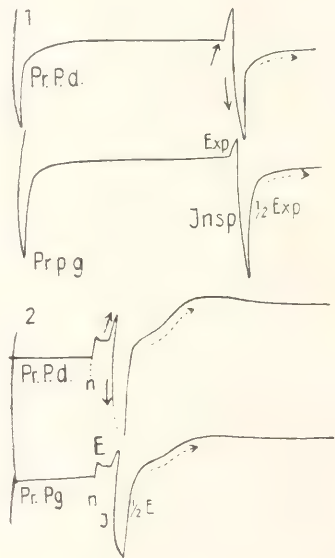


Fig. 155. Atmung der Schildkröte. (nach FRANÇOIS-FRANCK, 44) nach Immobilisierung des Schulter- und Beckengürtels und bei eingedrückt gehaltenen Extremitäten. Die Nasenlöcher sind *1* offen, *2* verstopft. Es werden in beiden Fällen Einflüsse der respiratorischen Bewegungen des Halses („le piston"), die allein möglich sind, auf die Druckschwankungen in der rechten *PrPd* und linken *PrPg* Lunge registriert. In *1* verläuft der Atemakt in gewohnter Weise, mit der interexspiratorischen Pause usw. In *2* wird nach der Tamponierung der Nase die Atmung eingestellt, aber ein kleiner Stoß auf dieselbe bei *n* ruft zuerst eine kurze exspiratorische Einziehung des Halses, dann eine normale zweite Phase der Exspiration, tiefe Inspiration *J* und erste Phase der Exspiration ($^1/_2$ *E*) hervor, wie in der Norm; nachher folgte aber eine „supplementäre Exspiration", die einer kräftigen eigenen Kontraktion der Lungen entspricht.

nicht vollständige) Zuschließen mit der Exspiration zusammenfällt (behufs genauer Angaben wird es nötig sein, kinematographische Untersuchungen anzustellen): insbesondere kommt die Verengerung der Atemspalte während der interexspiratorischen Atempause deutlich zum Vorschein, doch handelt es sich wohl nur um „assoziierte, koordinierte" Bewegungen, ohne welche der Verlauf des Atemaktes gleichsinnig erfolgt. — Ueber den Einfluß der Vagotomie und Vagusreizung s. im allg. Teile p. 829.

Es bleibt noch übrig, aus FRANÇOIS-FRANCKS Untersuchungen seine Ergebnisse der gleichzeitig mit den Lungendruckschwankungen ausgeführten Registrierungen der Bewegungen in der Kehlgegend zu erwähnen, wobei wir auf das schon oben Hervorgehobene zurückverweisen (daß nämlich der Autor die übrigen Arten der Kehlbewegungen vernachlässigt und die Kehloszillationen nur an einer Stelle

gelegentlich streift, ohne ihre selbständige Natur zu erwähnen). Er kommt im ganzen zu dem Schluß, daß eine aktive Bewegung der Kehlgegend allein während der „Hauptexspiration“ (worunter hier die erste Phase der Exspiration gemeint wird) zustande kommt, um gleichsam zur Entleerung der ausgeatmeten Luft nach außen beizutragen.

Ueber die Kehloszillationen bei den Schildkröten, über die mit den Thoraxatmungen verknüpften Kehl- oder Mundbodenbewegungen und die Schluckatmungen s. frühere Kapitel.

Bei den weichschaligen Schildkröten *Amyda mutica* und *Aspidonectes spirifer*, wo besondere zottenartige Fortsätze der Pharynxschleimhaut der Wasseratmung dienen (Gage, 47; s. Winterstein in diesem Teile des Handbuchs p. 218), aber auch bei manchen hartschaligen Schildkröten (*Chelydra, Chrysemys*) werden, sofern sie sich im Wasser aufhalten, rhythmische Bewegungen des Hyoidapparates (= Kehloszillationen) angetroffen, welche durch die Nasenöffnungen das Wasser im Munde und im Pharynx erneuern; bei *Amyda* und *Aspidonectes* werden etwa 16 solche Atembewegungen in 1 Minute vollführt, und die Tiere können bis zu 10 Stunden unter Wasser verbleiben; bei *Chelydra* und *Chrysemys* wird durch dieselben Bewegungen am Lande die Luftatmung der blutreichen pharyngealen Schleimhaut gefördert.

Als akzessorischer Atemmechanismus kommt bei manchen Wasserschildkröten die Füllung der gefäßreichen „Analsäcke“ (dorsolateralen Ausstülpungen der Urodaeumwand) vor: bei schnellem Herausnehmen von *Emys* oder *Clemmys* aus dem Wasser wird dieses Atemwasser plötzlich herausgespritzt (s. Gadow, 46).

Die hydrostatische Funktion der Lungen hat Marcacci (66) bei *Chelonia cousanna* untersucht; nach der mächtigen Inspiration durch den weitgeöffneten Larynx schließt sich der letztere, und das Tier schwimmt an der Oberfläche; die Exspiration wird auch bei untergetauchtem Kopfe vollführt; nach Durchschneidung der laryngealen Vagusäste ist das Tier infolge der Erschlaffung der Sphinkteren nicht imstande, sich an der Wasseroberfläche zu halten, und kriecht am Boden; durch fortwährende Ruderbewegungen kann es sich an der Oberfläche halten oder im Wasser schweben.

2. Krokodilier.

Bei den Krokodiliern erhebt sich der hintere Rand der Zunge als quere Leiste, um mit einem ähnlichen Gebilde des Gaumens (Velum palatinum) einen vollkommenen Abschluß der Mundhöhle gegen die geräumige distal gelegene Höhle zu bilden, in die (dorsal) die Choanen und nach hinten der Larynx mündet. Die Nasengänge ziehen als lange Röhren, im Knochen eingesenkt, von den weit proximal liegenden äußeren Nasenlöchern; diese befinden sich auf einer hügelartigen Erhebung, welche allein nebst den Augen bei sonst untergetauchten Tieren über die Wasseroberfläche hinausragt. Auf diese Weise vermögen die Krokodile, während sie Beute im Maule gefaßt halten, diese unter Wasser zu ersticken und anfaulen zu lassen, dabei aber hinter ihr weg zu atmen und auch mit offenem Maule und hängendem Unterkiefer lauernd, unmerklich die äußeren Nasenöffnungen über den Wasserspiegel erhebend, die Atmung zu besorgen (Pagenstecher, 71).

Bei einem (alten ♂) *Gavialis gangeticus* Gm. hat zuerst G. Saint-Hilaire in der hoch kegelförmig aufragenden Nasenregion einen in Fächer geteilten Binnen-

raum beschrieben, den er für einen Luftbehälter hielt; schon PAGENSTECHER bezweifelt die Richtigkeit dieser Ansicht, und meint eher, daß hier das zufällig aufgenommene Wasser schützend aufgefangen werden kann. Neuerdings beschreibt SIEBENROCK (80) bei ♂ *Crocodilus niloticus* LAVER. eine ziemlich ansehnliche blasenförmige Erweiterung, Bulla pterygopalatina, welche mit dem Nasengang verbunden ist; dieses Gebilde ist bei jungen Tieren nicht vorhanden; es wäre kaum berechtigt, darin eine Vorrichtung zur Ermöglichung eines längeren Untertauchens zu erblicken, da eben nur die Männchen damit ausgestattet sind; übrigens beträgt die Größe der Höhle bei einem Schädel von Gavial von 85 cm Länge nur 7,5 cm, so daß kaum ein Luftvorrat von Bedeutung darin enthalten wäre. Vielleicht zeichnen sich überhaupt die Männchen der Krokodilier durch diese Einrichtung aus, die der Verf. mit dem Geschlechtsleben (Geruche?) in Beziehung zu bringen geneigt ist.

Was den Nasenverschlußapparat betrifft, so besitzen (nach BRUNER, 10, 11) *Alligator* und *Crocodilus* zum Oeffnen und Schließen der äußeren Nasenöffnungen einen komplizierten Apparat, der völlig dem vom Verf. bei Salamandriden beschriebenen homolog sein soll (ein halbkreisförmiger Musc. constrictor naris, medial und lateral an den Rand der Apertura naris cran. ext. angeheftet, ein gerader M. dilatator naris, vom kaudolateralen Rand der Apertur zum kaudalen Rande der Nasenöffnung ziehend), so daß HOFFMANNs Angabe über die Anordnung der glatten Muskeln in der Nase der Krokodilier zu Recht besteht (s. auch VOELTZKOW, 88).

Die lange Luftröhre führt zu den mächtigen Lungensäcken; der Hauptbronchus zieht gerade nach hinten zum distalen Ende der Lunge und entsendet in regelmäßigen Abständen sekundäre Bronchi, diese die tertiären. Jede Hälfte der Thoraxhöhle ist von der Bauchhöhle durch eine starke quere Mesenterialmembran abgegrenzt; die Scheidewand zwischen den Lungen und dem Magen ist zuerst einfach, dann geteilt: der vordere Schenkel zieht zwischen der Leber und der Lunge zur inneren Fläche des Sternums, die hintere Membran zwischen der Leber und dem Magen, um auf der ventralen Leberfläche zusammenzutreffen und sich in den „Diaphragma"-Muskel „fortzusetzen" (welcher, vom geraden Bauchmuskel bedeckt, dem letzten Paar der Abdominalrippen entspringt — in der Nähe des Beckens — als breite dünne muskulöse Membran in der Abdominalwand völlig frei proximalwärts zieht und als Aponeurose mit der erwähnten Peritonealmembran am Sternum inseriert, GADOW, 46); dieser zwerchfellartige Muskel, morphologisch allerdings gänzlich vom Zwerchfell der Säugetiere verschieden, soll indirekt durch Ausdehnung der Lungensäcke als Inspirator helfen (s. weiter COUVREUR, 13).

Die allgemeine Beweglichkeit des Rumpfes ist gering, aber die Atembewegungen der blasebalgartigen Konstruktion sind sehr ausgiebig. Den (gewöhnlich acht) thorakalen Rippenpaaren folgen 2—3 Paar kürzere „falsche" Rippen; das knorpelige Sternum verbindet sich in seinem proximalen rhomboidalen Teile mit den Coracoiden und 2 Paar Rippen, in dem verjüngten hinteren mit 5—6 Rippenpaaren, distal wird es gespalten, und jede Hälfte trägt 2—3 Rippen; zwischen dem distalen Ende des Sternums" und den „Schambeinen" liegt das „abdominale Sternum", aus 7 Paar Ossifikationen auf der ventralen Fläche der Mm. recti bestehend, von denen das stärkere letzte, tiefer im geraden Muskel eingebettet, lose mit den „Schambeinen" sich verbindet. PAGENSTECHER (71) vergleicht die Bewegungsart mit derjenigen eines Blasebalges, insofern die knorpeligen Mittelstücke der Rippen sowie die rippenlose Seitenwand der Lumbalgegend und die Schilder in der Seitenlinie gleich dem Leder an einem Blasebalg die beiden festen Wände voneinander zu entfernen und einander zu nähern gestatten; er hebt weiter hervor, daß die Aehnlichkeit mit einem Blasebalg auch dadurch erhöht wird, daß der Brustkasten vorn enger und durch die geringere Länge der knorpeligen Mittelstücke der Rippen weniger dehnbar ist. Der Winkel, den die Rippenteile miteinander ein-

schließen, ist nach hinten gerichtet, der Zug an der Mitte nach vorn streckt die Rippen und erweitert den Brustkasten („Hebung"). — Außer der von den angrenzenden Skeletteilen zu den vorderen und hinteren Rippen ziehenden Muskeln wird besonders auf die Zwischenrippenmuskeln Gewicht gelegt: die Arbeit der äußeren Lage derselben, deren Fasern von der vorderen Rippe zu mehreren distalen Teilen der hinteren ziehen, wird nur in einer Führung der Rippen proximalwärts ausgenutzt, bei welcher Bewegung sich die Fasern immer mehr senkrecht gegen die Rippen stellen; die Tätigkeit der inneren Lage, deren Fasern von der hinteren Rippe zu mehreren distalen Teilen der vorderen gehen, besteht in der Zurückführung; die Fortsetzungen der Mm. intercostales externi jenseits der Rippenwinkel in den M. obliq. ext. sollen eine Umkehr der Aktion mit sich bringen. Wo die Fasern sich begegnen, tragen die Enden der vertikalen Rippenabschnitte (zuerst knorpelige, später verknöchernde) platte Fortsätze, Processus uncinati, „deren Gegenwart, da sie vorzüglich vom M. obliq. int. in Anspruch genommen werden, gleich dem Abdominalrippensystem, mehr die Möglichkeit raschester Exspiration zu betonen scheint, welche die Krokodile anwenden, wenn sie eine ergriffene Beute schleunigst unter Wasser bringen".

Experimentelle Untersuchungen hat zuerst P. BERT (5) am Kaïman ausgeführt, indem er einem jungen Tiere eine Kappe auflegte, welche mit einer MAREYschen Trommel verbunden war; außerdem hat er auch von einem großen Tiere angeblich ganz ähnliche Atemkurven aufnehmen können, indem er die Pelotte einer MAREYschen Kapsel an die Oberfläche des Thorax anlegte (die größten Exkursionen sind dabei in transversaler Richtung zu verzeichnen, was bei dem Aufliegen des Bauches auf der Erde zweckmäßig ist). Es werden lange Inspirationspausen verzeichnet ($^1/_2$ Minute bis über 2 Minuten), dann folgen zwei (oder drei, selten ein) Atemzüge; auch am frei gelassenen Tiere wird derselbe Atemtypus nachgewiesen. Nebstdem treten weit (30 bis 40mal) frequentere Bewegungen des Bodens der Mundhöhle und des Hyoïdapparates auf, ähnlich den Kehloszillationen der Schildkröten usw., insbesondere beim gereizten Tiere stark ausgeprägt; sie füllen die langen Inspirationspausen aus und erneuern teilweise die Luft in der Pharynxhöhle, wie sich durch Registrierung direkt nachweisen ließ (vermittels der Schnauzenkappe). — BERT hat die eine Nasenöffnung verstopft und von der anderen Kurven aufgezeichnet, die vollständig mit den normalen übereinstimmten; dadurch ist bewiesen, daß die inspiratorische Einstellung hinter den Nasenöffnungen bewirkt wird, und daß die Kontraktion des Nasensphinkters während der Inspirationspause dabei keine wesentliche Rolle spielt; und zwar handelt es sich um den Glottisverschluß bei aufgeblähten Lungen (nach Einlegen einer Kanüle in die Atemspalte wird die andauernde Aufblähung vereitelt; dabei sucht das Tier durch vermehrte Inspirationen vergeblich die Lungen zu blähen — es folgen statt 1—2 bis 10—12 heftige Atemzüge aufeinander).

Gegenüber P. BERTS Angaben über die Art der Atemzüge bemerkt SIEFERT (81), daß er an einem tracheotomierten Alligator völlig identische Kurven mit denen anderer Reptilien erhalten hat (d. h. dreiphasische Atemzüge mit Einstellung in teilweiser Aufblähung; auch die Form der Kehlkopfbewegungen war dieselbe wie bei Eidechsen).

COUVREUR (13) schildert die Exspiration des Kaïmans als zweiphasisch, aber in anderem Sinne so, daß die aus den Lungen

gepreßte Luft sich in der Pharynxhöhle anhäuft, wodurch die Hyoidregion auffällig aufgetrieben wird; erst nachträglich wird sie durch Kontraktion dieser Gegend nach außen entleert. Die Kurven, welche am Abdomen und in der Kehlgegend zugleich aufgenommen wurden, bezeugen dies ganz klar; diese Verhältnisse treten insbesondere bei forcierter Atmung des gereizten Tieres deutlich zutage. Diese Kehlbewegungen muß man allerdings grundsätzlich unterscheiden von den „Schluckatmungen“ (richtig: Kehloszillationen), welche während der langen Atempause der Lungenventilation erscheinen.

Bei der Inspiration werden die Eingeweide stark verschoben: dies kam darin zum Ausdruck, daß zugleich mit dem Exspirationsstrome der Trachea eine deutliche Aufblähung des Abdomens registriert werden konnte; zuerst glaubte COUVREUR, daß es sich um eine Wiederfüllung der Lungen handelte, aber bald hat sich herausgestellt, daß bei jeder Exspiration das Herz, die Leber und der Darm nach hinten gezogen werden und die Region hinter dem Sternum einsinkt, um bei der Inspiration sich wieder zu erheben. Diese longitudinal verlaufende, (einerseits passiv, andererseits durch die Tätigkeit der Abdominalmuskeln) die Inspiration fördernde Erweiterung des Raumes, in dem die Lungen eingeschlossen sind, wird durch die oben erwähnten longitudinalen Muskelzüge bewirkt, die, von den Abdominalrippen ausgehend, vermittels einer aponeurotischen Hülle an den erwähnten Eingeweiden inserieren; es läßt sich durch direkte Muskelreizung eine longitudinale Vergrößerung der Thoraxhöhle auslösen. Es liegt hier also ein Analogon der Zwerchfelltätigkeit vor.

Den Atemrhythmus in der Norm schildert COUVREUR ähnlich wie P. BERT (in 1—2 Minuten je 2—3 Atemzüge). Gereizt, weist das Tier bis 12 Respirationen in einer Gruppe auf. Wurde der am Halse entblößte Vagus gereizt, so hielt die eben im Gang befindliche Atmung an (in Inspiration). Nachher wurde der Nerv durchschnitten (COUVREUR bemerkt nichts über die Folgen dieser Operation); vom peripheren Ende ließ sich keine Wirkung erzielen, vom zentralen wurde der inspiratorische Atemstillstand ausgelöst (in der darauf folgenden Ruhe sind dann die Exkursionen verstärkt und die Zahl der Atemzüge vermehrt). COUVREUR schließt, daß der Vagus hier nur als sensibler Nerv funktioniert, und daß auch in betreff der Innervation die Atmung der Krokodilier derjenigen der Säugetiere an die Seite gestellt werden kann; s. auch COUVREUR (17).

Sonst haben wir noch bei SCHIFF (77) die Bemerkung gefunden (leider ohne Angabe der betreffenden Stelle), daß nach BROWN-SÉQUARD BENETT DOWLER bei Alligatoren nach Durchschneidung des Halsmarkes Rumpfatmung gesehen hat (s. p. 831).

Den Einfluß der Wärme in Hinsicht auf die thermische Polypnoë haben LANGLOIS und PELLEGRIN (64) an Krokodilen untersucht, worüber der allg. Teil p. 826 nachzusehen ist.

Neuerdings hat BABÁK (3) mit seinem Mitarbeiter J. HEPNER eine Bearbeitung der Frage über die Atembewegungen der Panzerechsen auf Grund bloßer Beobachtung, sowie graphischer Registrierung veröffentlicht. Zu den Versuchen wurden verschieden große (25—120 cm) Alligatoren und ein Nilkrokodil (70 cm) verwendet. Freie Tiere wiesen in der Regel einen gleichmäßig periodischen Atem-

rhythmus (Fig. 157) auf, indem meistens Gruppen von 2 (3) Atemakten, die pausenlos nacheinander folgten, durch weitgehend gleiche Atempausen voneinander getrennt auftraten, während deren mehr oder minder gleichmäßig Kehloszillationen (Fig. 156) bestanden (bei 20° C zeigte der 45 cm lange Alligator eine Atemgruppe in 3—7 Minuten, bei 40—60 Kehloszillationen in 1 Minute, bei 28° C eine Atemgruppe in $\frac{1}{2}$—$1\frac{1}{2}$ Minuten, bei 70—90 Kehloszillationen in 1 Minute); der Rhythmus der Kehloszillationen wird schon bei Vorbereitung des Lungenatemaktes (oder erst am Beginne des letzteren) gehemmt. Bei fixierten Tieren wird ein etwas unregelmäßigeres Verhalten beobachtet (insbesondere kommen mehrere Atemakte in den Atemperioden vor), bei Registrierung mittels Hebelvorrichtung sieht man die ersten Exkursionen in jeder Gruppe oft allmählich anschwellen. Nach dem

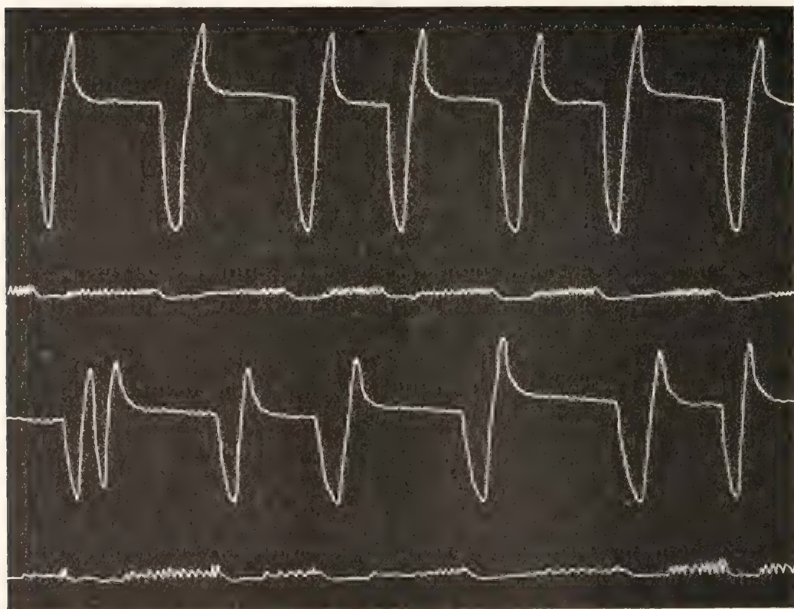


Fig. 156. Atemkurven eines kleinen Alligators (mittels Mareyscher Trommeln registriert, nach Babák, 3). 1. und 2. Reihe: regelmäßiger Lungenatemrhythmus mit den seinen Pausen entsprechenden Perioden der Kehloszillationen. 3. und 4. Reihe: dasselbe, aber künstlich durch mechanische Reizung gestört. (1 cm Absz. = 57 Sek.)

Aufsetzen der Kappe (behufs Zuleitung von verschiedenen Gasgemischen) oder Anbringen des Gummisäckchens an den Rumpf (behufs Registrierung mittels Luftübertragung) wird aber der periodische Atemtypus zu einem gleichmäßig rhythmischen (Fig. 157), wobei das kleinere Versuchstier stundenlang weitgehend gleiche Pausen zwischen den einzelnen Atemakten zeigte, das große zuweilen noch eine gewisse Periodizität (s. weiter) aufwies; die Atemfrequenz braucht sich aber von derjenigen des periodischen Atemtypus (unter sonst gleichen Bedingungen) nicht zu unterscheiden. Bei mechanischer Reizung der Haut wird die Höhe, Frequenz und der Verlauf der Atemakte abge-

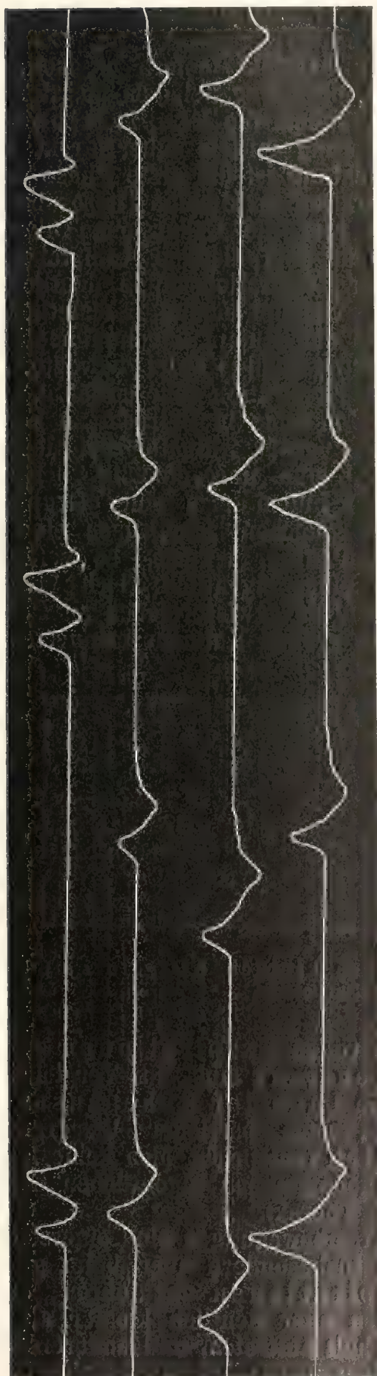


Fig. 157. **Periodischer und beständiger Atemrhythmus eines kleinen Alligators** (registriert direkt mittels Hebelvorrichtung, nach BABÁK, 3). 1. Reihe: normale Perioden bei ruhigem fixierten Tiere ohne Kopfklappe; 2.—4. Reihe: beständiger Atemrhythmus nach Aufsetzung der Kopfkappe. (1 cm Absz. = etwa 6 Sek.)

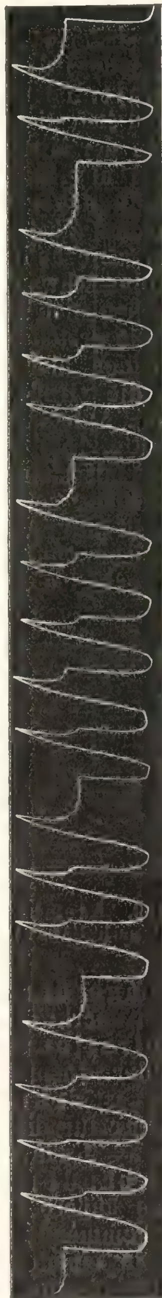


Fig. 158. **Atemrhythmus eines mittelgroßen Alligators** (nach BABÁK, 3). (1 cm Absz. = etwa 12 Sek.)

ändert, und zwar in sehr mannigfaltiger Weise. Das periodisch tätige Atemzentrum zeichnet sich unmittelbar nach der Atemperiode gleichsam durch eine refraktäre Phase aus.

Bei bloßer Inspektion ist der Atemakt (sofern er isoliert bei freien oder fixierten Tieren auftritt, durchweg bei dem aus der Kopfkappe atmenden) dreiphasisch, indem die Exspiration gleichsam gespalten ist. Bei Registrierung mittels einer direkt an die Thoraxwand befestigten Hebelvorrichtung ist die erste Phase der Exspiration in der Mitte und besonders am proximalen Thoraxabschnitte sehr gering ausgeprägt (wie denn hier die Exkursionen überhaupt kleiner sind), dagegen kommt sie an dem distalen Rumpfabschnitte und besonders nach Aufsetzen der Respirationskappe deutlich zum Vorschein. Die andere — meistens von uns benützte — Methode, bei der die Volumschwankungen von an den Rumpf angebundenen Kautschuksäckchen den Hebel der MAREYschen Kapsel bewegten, verzeichnete die ersten Abschnitte der Exspiration sehr auffällig. Allerdings scheinen hier auch andere Umstände in Betracht zu kommen, wie z. B. die Größe des Tieres: der große Alligator, bei dem auch nach dem Aufsetzen der Kappe eine unregelmäßig periodische Atmung (Fig. 158) vorhanden war, indem nach einer Gruppe von Atemakten mit kleinen, annähernd gleichen Ruhepausen eine lange Pause erschien, zeigte die kurzen Pausen bisweisen so verkleinert, daß sie sich nur als Auszackung einer eigentlich einheitlichen Exspirationsbewegung abbildeten und so gewissermaßen an P. BERTS zweiphasische Atemkurven des großen Kaïmans erinnerten.

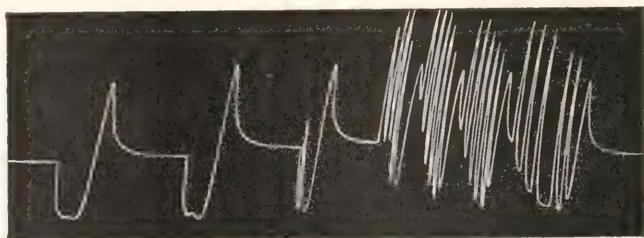


Fig. 159. Atembewegungen eines kleinen Alligators und Quakperioden (nach BABÁK). Einfluß hoher Temperatur.

Die Lage der Gipfel der vollen Exspirationen zeichnete sich durch merkwürdig große Konstanz aus, im Vergleiche mit den Inspirationsgipfeln. Die Lage der Ruhepausen — in weitgehender Inspirationsblähung, nach partieller Exspirationsbewegung — ist sehr veränderlich (entspricht also keinesfalls der von SIEFERT für die Reptilien angenommenen eigentlichen Gleichgewichtslage = Kadaverstellung des Thorax).

Als Abänderungen der Atembewegungen sind einerseits teilweise ohne äußere Veranlassung, insbesondere aber beim gereizten Tiere vorkommende volle Exspirationen anzuführen, die unmittelbar in einem Zuge (bisweilen aber deutlich kleiner als sonst) nach der Inspiration, sogar wiederholt auftreten, und andererseits die Quakbewegungen, ein auffälliger periodisch rhythmischer Bewegungskomplex, der gewöhnlich von deutlicher Lautäußerung

begleitet ist (es handelt sich um rasche inspiratorische und exspiratorische Oszillationen von der in Fig. 159 abgebildeten Art). Die „Quakanfälle“ erscheinen unter normalen Bedingungen als Reaktion auf die Annäherung eines anderen Exemplares der gleichen Art (sogar gleichsam als „Verständigungszeichen“) oder bei Unwohlsein des Tieres (bei Erstickungsversuchen usw.).

Ueber die Wirkungen der Temperatur, des Sauerstoffmangels und Kohlendioxyds s. im allg. Teile p. 827.

3. Lacertilier.

Wir beschränken uns hier auf einige spezielle Angaben, da wir die Atemmechanismen der Lacertilier als für die Reptilien typische im allg. Teile eingehend geschildert haben.

Ueber das Verhalten der Chamäleoniden schreibt J. von Fischer (nach Wiedersheim, 90) folgendermaßen: In der höchsten Erregung des Zornes sperren sie das Maul weit auf, und dem Feinde die Breitseite bietend, zischen sie laut vernehmbar und pressen die angesammelte Luft mit Vehemenz zur engen Stimmritze heraus. Er beschreibt weiter ihre Offensive, wo sie, unter Zischen, mit den Kiefern den Feind angreifen; zu gewissen Zeiten lassen sie einen knurrenden Ton erschallen, der aber sehr leise und eher zu fühlen ist (wenn man ein solches knurrendes Chamäleon in die Hand nimmt, und mit dem Finger die feinen Rückenschuppen auf dem Rücken des Tieres herunterstreift, so wird der Ton wiederholt, und man fühlt das Oszillieren des ganzen Körpers; der Ton ist ein Kehllaut und ertönt bei festgeschlossenem Maule). Der Kehlsack soll durch das Anstemmen der Zungenspitze an die Mitte des Unterkiefers geschwellt werden, und während des Angriffes soll das Maul halb geöffnet sein; indem die Luft aus der Lunge herausgestoßen und wieder eingeatmet wird, ertönt das Zischen sowohl beim Einziehen als auch beim Ausstoßen der Luft. — Wiedersheim erwähnt die von allen übrigen Reptilien abweichende Winkelstellung des Kehlkopfes zur Trachea: diese soll durch das von Fischer beobachtete Senken des Kopfes ausgeglichen werden, und indem so die Stimmlade in die Achsenverlängerung der Luftröhre gerät, kann die Luft aus den Lungen mit viel größerer Gewalt ausgetrieben werden; der knurrende Ton soll so entstehen, daß die aus dem aufgeblähten Kehlsack ausströmende Luft rasch an den Mesenterialfalten und den einragenden Knorpelzungen vorbeistreicht und sich dann in der trommelartigen Höhle der Stimmlade fängt, um mitsamt der Lungenluft durch die enge Stimmritze zischend zu entweichen. — Die blindsackartigen Auswüchse der Lunge sollen erst bei älteren Individuen ausgehöhlt werden (noch bei 3—4 cm Rumpflänge sind sie vollkommen solid und nicht aufblasbar); sie sollen einer in dorsoventraler Richtung erfolgenden Vergrößerung des Rumpfes dienen (Schreckmittel). Nach v. Fischer soll sich das Tier so aufblähen, daß es in die Höhe an Dimensionen zunimmt und von beiden Seiten abgeplattet erscheint, wobei die Lungengegend als ein durchscheinender Fleck sichtbar wird.

Die Atembewegungen sind beim Chamäleon äußerst langsam (Siefert), auch bei hoher Temperatur konnte nur vielleicht alle halbe Stunden einmal eine allerdings mächtige Aufblähung beobachtet werden, worauf der Thorax im Laufe vieler Minuten zusammenfällt. Es handelt sich wahrscheinlich um eine spezielle Einrichtung: die ganze Organisation des Tieres zielt darauf ab, möglichst unbemerkt zu bleiben; eine lebhafte Respiration würde einerseits Feinde, andererseits Beute aufmerksam machen. Die großen Luftsäcke nehmen eine für längere Zeit ausreichende Luftmenge auf.

Siefert gibt weiter an, daß auch hier Schluckatmung vorkommt: man sieht, wenn auch selten, den sonst ganz ruhigen Mundboden sich mehrmals hintereinander lebhaft kontrahieren, worauf sich der Körper mächtig aufbläht, was wahrscheinlich zu großem Teile durch die Füllung der Luftsäcke verursacht ist (s. weiter).

Beim unversehrten Chamäleon bewegen sich bei den mächtigen Inspirationen die Rippenwinkel nicht nur nach außen, sondern werden auch merklich vergrößert (was bei den Vögeln durch die Gelenkverbindungen zwischen dorsalen und ventralen Rippenabschnitten hochgradig vervollkommnet ist).

Couvreur und Gautier (22) haben graphische Aufnahmen der Atmung beim Chamäleon ausgeführt und drei Pausen in dem über 1 Minute ausgedehnten Atemzuge sichergestellt; die Inspiration verläuft in einem Zuge, worauf eine kurze (oder keine) Pause folgt, dann die erste Phase der Exspiration mit einer langen und die volle Exspiration mit einer kurzen Pause. Steigende Temperatur vergrößert und beschleunigt die Atmung (insbesondere verkürzt sie die interexspiratorischen Pausen).

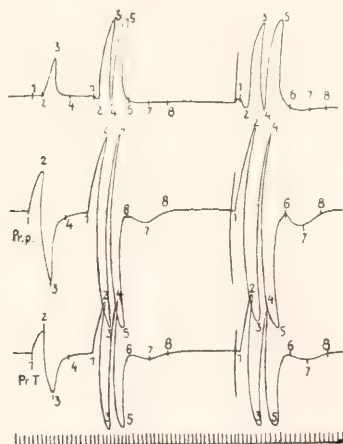


Fig. 160. Atmung des Chamäleons. (Nach François-Franck, 39). Gleichzeitige Aufnahmen von (oben) Thoraxexkursionen und der Druckschwankungen (in der Mitte) *Prp* in der Lunge und (unten) *PrT* in der Luftröhre. Zuerst ein normaler Atemakt, nachher doppelte Atemakte (mit Ausfall der interexspiratorischen Pausen), zwischen denen längere Atemeinstellung vorkommt, die an Kompensationserscheinungen der Herztätigkeit erinnern; *1—4* resp. *1—8* einander entsprechende Phasen der Atemkurven.

Neuerdings hat François-Franck (39) am Chamäleon Untersuchungen angestellt und insbesondere die ungemein großen Verschiedenheiten der Volumvariationen hervorgehoben: das Tier kann lateral fast völlig abgeplattet oder maximal aufgebläht sein; als typisch kommen dreiphasische Atemkurven vor, obwohl zuweilen auch doppelte Atemakte zweiphasischer Art (Fig. 160, ohne interexspiratorische Pausen) auftreten, worauf eine lange Atempause, gleichsam als Kompensationspause erscheint. (Ueber die Rückenmarksabtrennung s. p. 832.)

Der Autor hat auch photographisch die Verschiebungen der Rippen studiert, sowie die Lungenkontraktilität untersucht (die Ergebnisse der letzteren sind denen bei Schildkröten usw. ähnlich).

Die Luftsäcke der Kopflappen und des Halses bei den Chamäleonen hat Tornier (85) untersucht. Die Kopflappen werden bei einigen Arten durch Luftfüllung aus dem Kehlsacke nach Belieben bewegt. *Chamaeleo gracilis* besitzt

3 Luftsäcke; in Aufregung atmet das Tier bei geschlossenem Maule durch die Nase tief ein und bläst den Körper zu einer senkrechten Scheibe auf, beim Ausatmen wirft es die Schnauzenspitze hoch, öffnet dadurch automatisch den aus der Luftröhre in den Kehlsack führenden Krahn, zieht durch die Protractoren den Kehlkopf nach vorn und hebt ihn durch den Zungenbeinkörper zu den in der Ruhe stets offenen Eustachlöchern empor: ein kräftiger Atemstoß füllt den Luftröhrensack und durch die Eustachlöcher die Kopflappensäcke, wodurch sich die Lappen aufrichten, während zugleich im Luftröhrensacke ein Knurren erzeugt wird; dann senkt das Tier die Schnauzenspitze, dadurch schließen sich Luftröhrenkrahn und Eustachlöcher, und das Tier kann ruhig atmen. Auf ähnlich komplizierte Weise schildert TORNIER das Verhalten des Tieres beim Angriff und bei Lautäußerung, s. das Orig.

Ueber den Luftsack der Geckonen (*Gecko* s. *Ptyodactylus fimbriatus*) s. bei TIEDEMANN (84) und MECKEL (67); es handelt sich um eine Ausstülpung der Trachea, welche TIEDEMANN als Luftbehälter für den Aufenthalt im Wasser auffaßt.

Die zwei größeren Hohlräume im Inneren der Oberschnauze der Varanen sind mit der Nasenhöhle verbunden und werden als Luftreservoire (?) beim Untertauchen aufgefaßt (bei den Varanen sind auch die Luftsäcke am distalen Ende der Lungen gut entwickelt, s. HILZHEIMER, 54a).

Ueber die Kehlkopfeinrichtung der Lacertilier bemerkt GOEPPERT (49, 50), daß die Zunge hier genau in das von den Grenzfurchen umschriebene Gaumenfeld paßt und die Anfänge eines sekundären Gaumens ergänzt, indem sie einen Boden für den Sulcus nasopharyngeus bildet und ihn zu einem Kanal abschließt, der vorn die Aperturae nasales internae aufnimmt und bis zu dem Teile der Rachenhöhle leitet, in dem der Larynx liegt; diese Einrichtung schließt den Kehlkopf möglichst direkt der hinteren Mündung der sekundären Nasenhöhle an.

Von den Schutzeinrichtungen der (insbesondere auch wühlenden) Eidechsen berichtet BRUNER (10, 11), daß bei *Monitor, Lacerta, Eumeces, Gongylus, Phrynosoma, Molochus, Agama, Platydactylus, Chamaeleo* in der Wand des Vestibulum nasale ein Balkenwerk von Muskelgewebe und glatten Muskelfasern mit einem System von Bluträumen vorhanden ist. — Bei *Phrynosoma coronatum* soll weiter die Muskelanordnung lebhaft an die Verhältnisse bei den Krokodiliern erinnern, sowie an die Urodelen, indem durch Klappen die Nase verschlossen wird; BRUNER meint, daß es sich da um eine Erleichterung der Aufblähung handelt, zum Zwecke des Schutzes. — Bei *Phrynocephalus* ist das Nasenloch niemals direkt nach vorn gebohrt, sondern mündet stets nach oben; dadurch kann bei der Eidechse niemals während des Eingrabens Schmutz in die Nase eingepreßt werden. — *Chalcides (Gongylus) ocellatus*, völlig im Sande eingegraben, haben wir regelmäßige Atembewegungen vollführen sehen.

Physignathus Lesueuri (Wasseragame) hält sich nach KREFFT (WERNER, 89) oft im Wasser auf, ja schläft sogar hier mit untergetauchtem Kopfe, um zeitweise die Schnauze über das Wasser zu erheben und nach einigen tiefen Atemzügen wieder in das Wasser zu versinken.

Eine tauchende *Lacerta agilis* erwähnt KOBELT (58; das aufgescheuchte Tier tauchte $^1/_2$ m tief ins Wasser, um etwa 2 Minuten lang vom Boden ruhig aufzuschauen; als die Verfolger sich etwas entfernten, streckte es den Kopf empor, war aber sichtlich bereit, gleich wieder unterzutauchen).

4. Ophidier, Schlangen.

Ueber den Atemmechanismus der Schlangen haben wir schon p. 811 erwähnt, daß er in gewisser Hinsicht (insbesondere was die Rippenbewegungen betrifft) leichter zu verfolgen ist als bei den Lacertiliern.

Von den älteren Autoren hielt P. BERT (5) die Pausen für inspiratorisch, als er bei einer narkotisierten Ringelnatter mittels der Kopfkappe die Atemkurven registrierte; bei höherer Temperatur bildet er (ebenfalls zweiphasische) Kurven mit kürzeren Pausen ab; von der Larynxkanüle aus sollen statt der horizontalen Pausen in Inspiratonsstellung exspiratorische Bewegungen registriert werden, mindestens eine — worauf der Schreibhebel stehen bleibt, um erst später die Exspiration zu vollenden; dies sind also die typischen dreiphasischen Atembewegungen der Eidechsen — aber auch bis vier Exspirationen nacheinander: zugleich sollen entsprechende Kontraktionen am Körper auftreten (bei sonst völliger Ruhe des Tieres). Demgegenüber behauptet SIEFERT (81), daß in der Norm die Ruhepause der Schlangen ebenfalls wie bei den anderen Reptilien der „wirklichen Thoraxruhelage" (s. p. 816) nicht einer inspiratorischen, noch einer halbexspiratorischen Stellung entspricht; von dieser Ruhelage aus kann einerseits aktive Exspiration, andererseits aktive Inspiration erfolgen, welch letztere aber bisweilen gänzlich fehlt. SIEFERT hat mittels der Kopfkappe von Ringelnattern zahlreiche Atmungskurven erhalten, welche im wesentlichen sich gar nicht von denjenigen der Eidechsen unterscheiden, nur viel häufiger insofern rudimentär erscheinen, als die „aktiv inspiratorische" Phase fehlen soll.

Die von P. BERT erwähnten (1—4) exspiratorischen Wellen der Atemkurve hat auch SIEFERT erhalten, höchstens 6; er stimmt mit P. BERT darin überein, daß es sich nur um nacheinander folgende partielle Exspirationen handelt. — Es ist schwer abzuschätzen, inwiefern diese Erscheinung mit der von SCHLEGEL (78) beschriebenen etwas gemeinsam hätte: der letztere hat angeblich in der Pause etwa 30 „partielle Dilatationen" zwischen je zwei „Aspirationen" gezählt und geglaubt, daß diese fortschreitenden Wellenbewegungen den Zweck haben, die Atemluft in der ganzen Länge des Lungensackes zu verteilen. Auch OWEN (70) erwähnt „partielle Vergrößerungen und Kontraktionen der thorako-abdominalen Höhle" (auch bei verschlossener Glottis). — Könnte es sich da vielleicht nicht um aktive Lungenbewegungen handeln, welche die Atemluft durchmischen? (Ueber die aktiven Lungenbewegungen der Reptilien s. im allg. Teile.)

Nach KAHN (55) ist bei *Tropidonotus natrix* die Atmung hauptsächlich im Körperbezirke zwischen dem Herzen und dem oberen bis mittleren Drittel der Leber auffällig (bei heftiger Exspiration legt sich da die Haut in Längsfalten). Nach mitunter viele Minuten dauernder Ruhe beginnt die Atmung mit einer exspiratorischen Verminderung des Umfanges, daran schließt sich eine starke Inspiration, welche (nicht immer) mit einer kleinen exspiratorischen Schwankung endigt; es folgt eine kürzere oder längere Pause.

In KAHNS Reptilienarbeit finden wir auch eine eingehende Schilderung des Benehmens der Ringelnatter nach Anlegen der Kopfkappe. Die reflektorische Atemeinstellung wird nach einigen Minuten durch plötzliches Einsetzen des sehr kräftigen Atemrhythmus unterbrochen; später wird die Atmung ruhiger; mit der MAREYschen Kapsel werden ähnliche Kurven aufgenommen, wie bei ruhiger Eidechsenatmung. KAHN hebt aber hervor, daß die Punkte, von denen die erste Exspirationsphase ausgeht, nicht in allen Fällen in einer Geraden liegen; und mittels des Pneumatographen (s. p. 817) wird

nur zweiphasische Atmung registriert. Bei tracheotomierten Tieren — die Intubation der Atemspalte ist nicht geeignet, wegen der darauf folgenden außerordentlichen Unruhe des Tieres — sind die Exkursionen (wegen des Reizzustandes) sehr groß und schnell, und beide Registriermethoden verzeichnen dreiphasische Atemakte. — Auch die Folgen der Rückenmarksdurchschneidung stimmen mit denjenigen bei der Eidechse überein. Die Pause soll also auch hier einer inspiratorischen Blähung entsprechen, die durch den Glottisverschluß erhalten werden soll, und die Kadaverstellung des Respirationsapparates soll ungefähr diejenige einer tiefen Exspiration sein. — In Anbetracht der bei den übrigen Abteilungen der Reptilien gewonnenen Ergebnisse scheint aber auch bei den Schlangen die Spaltung der Exspiration unabhängig vom Larynx durch die eigentümliche Tätigkeit der Atemmuskulatur bedingt zu sein (s. p. 821).

Die Dreiteiligkeit des Atemaktes, welche man äußerlich am Schlangenkörper wahrnimmt, bringt Kahn mit der Aufblähung des unteren Teiles des weit in den Bauchraum reichenden Lungensackes in Beziehung, bei dem es sich eigentlich um ein Luftreservoir handelt (s. bei der Eidechse). — Dies ließe sich durch röntgenographische Untersuchung entscheiden.

Es scheint, daß der anatomische Bau der Schlangenlunge noch in viel höherem Maße als der der Eidechse zur Aufblähung des Tieres eingerichtet ist (s. bei Kahn); insbesondere Pagenstecher (71) hält dafür, daß der Lungensack bei der Ausatmung dem respiratorischen Lungenabschnitte Luft zutreibt und überhaupt bei der Inspiration vollkommener mit frischer Luft gefüllt und bei der Ausatmung entleert werden soll als die eigentliche Lunge.

Ueber eine spezielle Vorrichtung zur Sicherung des Atemgeschäftes bei den Schlangen während des oft mehrere Stunden andauernden Verschlingens der großen Beutestücke geben Pagenstecher und Hilzheimer (54a) an, daß es sich um einen „Vorstrecker“ („Aufheber“) des Larynx handelt, der vom Unterkiefer zur hinteren Fläche des Larynx zieht (der M. dilatator soll als Herabzieher funktionieren). Aber Owen hält die Protrusion der Glottis aus dem Munde bloß für eine mechanische Folge des Druckes; sehr wahrscheinlich soll dabei die Trachea platt zusammengedrückt werden, so daß überhaupt keine Lufterneuerung während längerer Zeit erfolgt, während welcher der Lungensack bis zu einem gewissen Grade als Luftreservoir tätig ist.

Bei gereizten Schlangen pflegt die aktive Exspiration mit einem zischenden Tone verbunden zu sein, hauptsächlich wohl durch eine geringere Glottisöffnung bedingt, denn die hörbaren Exspirationen sind länger als die normalen.

Das Vorkommen von Kehloszillationen bei den Schlangen (s. bei den Lacertiliern, Krokodiliern, Schildkröten) hat schon Heinemann (54) geleugnet, was nach Siefert für die äußerlich sichtbaren Bewegungen der Kehlregion richtig ist; aber der letztere Autor berichtet, daß sich wenigstens entsprechende Kehlkopfbewegungen nachweisen lassen.

Das Zungenbein wird dabei nicht nach hinten und außen, sondern durch den M. atlanto-epistropheo-hyoideus und M. cervico-hyoideus eher einwärts bewegt (es existiert hier noch ein M. laryngo-hyoideus, der den Kehlkopf etwas zurückbewegt). Bei den Schlangen ist die Glottis nur während der Kehlkopfbewegung geöffnet,

während der Thoraxruhe dagegen geschlossen, aber im Gegensatze zu dem Verhalten bei den Lacertiliern und Schildkröten wird im Momente der Exspiration der geöffnete Kehlkopf maximal nach rückwärts gezogen und hier durch Muskelkräfte bis zum Aufhören der aktiven Inspiration zurückgehalten; mit dem Ende derselben kehrt er in seine Ruhelage zurück (vielleicht schon etwas früher ist der Glottisverschluß eingetreten). Der Vorwärtsbeweger des Zungenbeines (M. genio- oder maxillo-hyoideus) scheint nur für die Zungenbewegungen Bedeutung zu haben. Der M. maxillo-laryngeus, der Vorwärtszieher des Kehlkopfes genannt wird, bewirkt vielleicht eher das Emporheben desselben.

Ueber die Nasenmuskeln der Schlangen hat Bruner angegeben, daß bei gewissen Wasserschlangen ein ähnlicher Mechanismus vorhanden ist, wie bei den Krokodiliern, bei *Phrynosoma*, ja sogar bei den Salamandern. Bei *Hydrophis* wird außerdem ein ähnliches kavernöses Gewebe vorgefunden, wie bei gewissen (insbesondere wühlenden) Eidechsen (s. p. 873), während es bei *Tropidonotus* und *Vipera* dicht an den äußeren Nasenöffnungen nur unbedeutend entwickelt ist.

Systematisch hat Kathariner (56) die Anpassung der Schlangen an das Wasserleben erforscht. Die Nasenlöcher liegen da auf der Oberfläche der Schnauze, und die mächtige Lunge reicht als ein Luftreservoir (wohl auch als hydrostatischer Apparat, s. weiter bei Pagenstecher) bis zum After. Gegenüber den Angaben von Cantor, Duméril und Bibron, Schmidt über die Verschließbarkeit der Nasenlöcher durch Klappen wird von Kathariner die automatisch tätige, ohne Muskeltätigkeit zustande kommende Vorrichtung geschildert (s. oben Bruner), welche dauernd den Zugang zur Nasenhöhle verschließt und nur bei der Lungenventilation aktiv eröffnet wird. Dies ist von weitreichendem Vorteil, denn die Seeschlangen bringen weitaus den größten Teil ihres Lebens unter Wasser zu, so daß die Zeit, für die ein Nasenverschluß nötig ist, vielfach die Zeit der Atemphasen übertrifft, während welcher das Gegenteil erforderlich wird. Bei den Hydrophidiern (*Enhydris*, *Pelamis*, *Platurus*) ist der große Nasenvorhof (sonst bei den Schlangen gering entwickelt) wie das Nasenloch durch kavernöses Gewebe vollständig versperrt: beim Luftholen wird der Weg für die Luft durch Kontraktion der glatten Muskelbündel frei gemacht, wodurch das Blut teilweise in benachbarte Gefäßbezirke verdrängt wird; das Dach und der Boden des Vorhofes weichen auf diese Weise auseinander. Die Acrochordiden, welche stundenlang unter der Wasseroberfläche verweilen können, besitzen ebenfalls am Boden der Nasenöffnung und in der Wand des Nasenvorhofes ein hochausgebildetes kavernöses Gewebe (*Chersydrus*). Bei den Homalopsiden (*Homalopsis*, *Cerberus*, *Hypsirhina*) muß zum Zwecke der Eröffnung des Luftweges nicht nur das kavernöse Gewebe entleert, sondern noch der Vorhofsboden durch ein spezielles Muskelbündel gesenkt werden. Endlich zeigt auch die zu den Colubriden gehörende Wasserviper *Tropidonotus viperinus* Boie, ähnliche Verhältnisse; sie hält sich stundenlang freiwillig unter dem Wasserspiegel auf, wo sie unter Steinen ruht oder auf Beute lauert; dann erscheinen ihre seitlich gelegenen Nasenlöcher vollkommen ausgefüllt, indem sich das betreffende Gewebe nach oben und hinten ohne scharfe Grenze in die Haut fortsetzt. Auch außerhalb des Wassers sind die Nasenlöcher auf diese Weise verschlossen, aber in gewissen Zwischenräumen wird die erwähnte Hautmasse etwas nach innen eingezogen, bei erregter Atmung verschwindet sie fast ganz nach innen (im Vorhof), und das Nasenloch stellt ein rundliches Loch dar. Während der Ventilation hat der Autor außerdem den Einfluß des Luftstromes auf den Füllungszustand des kavernösen Gewebes beobachten können, indem bei der Inspiration dasselbe kollabierte und bei der Exspiration wieder etwas anschwoll. — Der Autor macht darauf aufmerksam, daß die Heranziehung des turgeszenten Gewebes zur Nasenverschließung um so eher zustande kommen konnte, als lakunäre Bluträume

im Kopfe der Schlangen überhaupt und besonders der Seeschlangen häufig angetroffen werden (WEST hat deswegen der Mundschleimhaut derselben eine Bedeutung für den Gaswechsel zugeschrieben). — Bei *Ancistodon piscivorus* HOLROOK (von den solenoglyphen Giftschlangen) konnte kein Nasenverschlußapparat entdeckt werden; doch ist es nicht bekannt, ob sich diese Schlange überhaupt längere Zeit unter Wasser aufhält.

Behufs der Lungenventilation steigt z. B. *Distira cincinnatii* nach THOMPSON (s. WERNER, 89) gerade und in großer Eile aufwärts, Hals und vorderes Körperdrittel gestreckt, während der Rest des Rumpfes und der Schwanz in wellenförmiger Bewegung sich befindet; der Kopf erhebt sich etwa 1 cm über die Wasseroberfläche, worauf die Schlange Kehrt macht und senkrecht abwärtstaucht. — Ueber die Luftaufnahmen berichtet PLANCHUT (72, nach WHITEFIELD), daß eine Wasserschlange sogar 30 Min. lang keine Ventilation ausgeführt hat.

PAGENSTECHER erwähnt die hydrostatische Funktion der Lunge und insbesondere des Lungensackes bei den Wasserschlangen. — Bei *Acrochordus* besitzt die bis zum After reichende Lunge auf der ganzen Oberfläche zahlreiche Knorpelstücke, so daß sie nicht kollabiert (FOHMANN, 33).

Auch bei den Wühlschlangen sollen gewisse Schutzeinrichtungen der Atemwege vorkommen, so ist z. B. nach BÖTTGER (8) bei *Lytorhynchus* die Nase durch einen besonderen Klappenverschluß geschützt, schwächer bei *Eryx, Zamenis,* bei den Brillenschlangen. (Bei den Ottern sollen auch Schutzeinrichtungen gegen Fremdkörper vorhanden sein.) Aeußerst heftige Exspirationen entfernen mit Leichtigkeit die etwa in die Nase gelangten Sandpartikel.

Literatur.

Reptilien.

1. ***Aronson, H.,*** *Ueber Apnoe bei Kaltblütern und neugeborenen Säugetieren. Arch. f. Physiol., 1885, p. 269.*
2. ***Babák, E.,*** *Ueber die Atembewegungen und ihre Regulation bei den Eidechsen (Leguanen). Unter Mitwirkung von Dr. V. Dyšek und cand. med. J. Hepner. Pflüg. Arch., Bd. 156 (1914), p. 531.*
3. — *Ueber die Atembewegungen und ihre Regulation bei den Panzerechsen (Krokodiliern). Unter Mitwirkung von cand. med. J. Hepner. Pflüg. Arch., Bd. 156 (1914), p. 572.*
4. ***Baglioni, S.,*** *Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Wirbeltiere (2.) Ergeb. d. Physiol., Bd. 11 (1911), p. 526.*
5. ***Bert, P.,*** *Des mouvements respiratoires chez les batraciens et les reptiles. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 6 (1869), p. 113.*
6. — *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*
7. ***Bickel, A.,*** *Beiträge zur Gehirnphysiologie der Schildkröte. Arch. f. Physiol., 1901, p. 52.*
8. ***Boettger, O.,*** *Die Reptilien und Batrachier Transkaspiens. Zool. Anz., Bd. 3 (1888), p. 964.*
9. ***Boruttau, H.,*** *Innervatian der Atmung. Ergeb. d. Physiol., Bd. 1, T. 2 (1902), p. 403.*
10. ***Bruner, H. L.,*** *New nasal muscles in the Reptilia. Anat. Anz., Bd. 13 (1897), p. 217.*
11. — *Ein neuer Muskelapparat zum Schließen und Oeffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. (Vorl. Mitt.) Anat. Anz., Bd. 12 (1896), p. 272; Arch. f. Anat. u. Entw., 1896, p. 395.*
12. ***Charbonnel-Salle, L.,*** *Recherches anatomiques et physiologiques sur le mécanisme de la respiration chez les Chéloniens. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 6, T. 5 (1883), p. 20.*
13. ***Couvreur, E.,*** *Recherches sur la respiration du caïman, Mém. de la Soc. de Biol., 1888, p. 6.*
14. — *Variations du rhythme respiratoire des reptiles, suivant qu'ils sont engourdis ou à l'état de veille. Compt. R. Soc. Biol. 1889, p. 470.*

15. **Couvreur, E.**, *Causes de l'arrêt respiratoire en exspiration. Mém. de la Soc. de Biol. Paris, 1891.*
16. — *Nouvelles études sur la respiration des chéloniens. Ann. Soc. Linn. Lyon, T. 45 (1898), p. 5.*
17. — *Sur l'innervation du larynx chez les vertébrés inférieurs. Ebenda, p. 69.*
18. — *Essai de transformation de la respiration aérienne en respiration aquatique chez le lézard et la grenouille. Ebenda, p. 71.*
19. — *A propos de la note de M. Laborde sur les nerfs sensitifs du reflexe respiratoire. Compt. R. Soc. Biol., T. 54 (1902), p. 1479.*
20. — *Étude de la respiration des chéloniens marins. Mém. Soc. Linn., Lyon 1904.*
21. — *Nouvelles études sur la respiration des chéloniens. Ebenda.*
22. — *et* **Gautier, Cl.**, *Sur le rhythme respiratoire du caméléon. Compt. R. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 1338.*
23. — *Sur la polypnée thermique chez les poikilothermes. Ebenda, T. 56 (1904), p. 433.*
24. **Danilewski, B.**, *Ueber die Hemmungen der Reflex- und Willkürbewegungen. Beiträge zur Lehre von dem tierischen Hypnotismus. Pflüg. Arch., Bd. 24 (1881), p. 524.*
25. **Dubjaga**, *Ueber die Atembewegungen der gemeinen Schildkröte (Testudo europaea). Verh. d. Ges. d. Naturf. in Charkow 1880. Ref. nach Biol. Ctbl., Bd. 2 (1882), p. 382.*
26. **Dubois, R.**, *Application de la radiographie à l'étude des mouvements respiratoires en physiologie comparée. Compt. R. Soc. Biol., T. 57 (1907), p. 17.*
27. **Du Bois-Reymond, R.**, *Mechanik der Atmung. Ergeb. d. Physiol., Bd. 1, T. 2 (1902), p. 377.*
28. **Ducceschi, V.**, *Zone olfactive cérébrale et centres respiratoires bulbaires. Arch. ital. de Biol., T. 53 (1910), p. 183.*
29. **Fano, S. G.**, *Di alcuni metodi di indagine in fisiologia, Milano-Torino 1888 (nach Langendorff).*
30. — *Sulla contrattilità polmonare. Arch. per le Sc. med., Vol. 17 (1893), p. 431.*
31. — *e* **Fasola, G.**, *Contractilité du poumon de l'Emys europaea. Arch. ital. de Biol., T. 21 (1893), p. 338.*
32. **Fischer**, *Gehirnnerven der Saurier, Hamburg 1852 (nach Siefert).*
33. **Fohmann** *in Frorieps Not. p. 958. Ref. nach Arch. f. Anat. u. Physiol., 1836, p. 65.*
34. **François-Franck, Ch. A.**, *Études de mécanique respiratoire comparée. Respiration des chéloniens (Testudo graeca). Compt. R. Soc. Biol. 1906.*
35. — *La mécanique respiratoire des chéloniens. I. Contractilité de l'appareil pulmonaire de la tortue terrestre. Ebenda, T. 60 (1906), p. 968.*
36. — *Études de mécanique respiratoire comparée. I. Rapports entre la structure musculaire et la contractilité du poumon de la tortue terrestre. Ebenda, p. 1126.*
37. — *Idem. II. Analyse des réactions motrices propres du poumon de la tortue terrestre. Ebenda, T. 61 (1906), p. 6.*
38. — *Idem. III. Résumé des résultats fournis par les expériences antérieures et personnelles sur le mécanisme de la respiration des chéloniens (tortue grecque). Ebenda, p. 127.*
39. — *Études de mécanique respiratoire comparée. Mouvements et variations de pression respiratoire chez le caméléon vulgaire. Ebenda, T. 62 (1907), p. 34.*
40. — *Lettre au sujet de la communication sur la mécanique respiratoire du caméléon. Ebenda, p. 112.*
41. — *Étude de mécanique respiratoire comparée. La fonction respiratoire chez les sauriens fissilingues (lézard ocellé). I. Notions anatomiques relatives à l'appareil pulmonaire. Ebenda, T. 63 (1907), p. 59.*
42. — *Idem. II. Les phénomènes de la respiration chez le lézard ocellé. Contractilité et innervation du poumon. Ebenda, p. 68.*
43. — *Idem III. Fonctionnement du poumon et les organes respiratoires externes. Ebenda, p. 167.*
44. — *Études critiques et expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des reptiles. I. Chéloniens (Tortue grecque). Arch. de zool. exp. et gén., Sér. 4., T. 9 (1908), p. 31.*
45. — *Idem. II. Lacertiens fissilingues (lézard ocellé). Ebenda, T. 10 (1909), p. 547.*
46. **Gadow, H.**, *Amphibia and reptiles. Cambr. Nat. Hist., Vol. 8 (1901), London.*
47. **Gage, H. S., and S. P.**, *Aquatic respiration in soft-shelled turtles: a contribution to the physiology of respiration in vertebrates. Amer. Natur., Vol. 20 (1886), p. 233. (Nach Biol. Ctbl., Bd. 6 [1886], p. 213.)*

48. **Garrod, A, H.**, *Note on the mechanism of respiration as well as of the retraction of the head and limbs in certains Chelonia. Proc. Zool. Soc. of Lond., Vol. 3 (1879), p. 649 (Neap. Jahrb., p. 990.)*
49. **Göppert, E.**, *Ueber die Bedeutung der Lunge für die Entstehung des sekundären Gaumens. Verh. Anat. Gesellsch. 17. Vers., 1903, p. 75. — Die Bedeutung der Beobachtungen an Reptilien und Vögeln. Morph. Jahrb., Bd. 31 (1903), p. 311.*
50. — *Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. 2. Teil: Reptilien. Ebenda, Bd. 28 (1899).*
51. **Guyenot, E.**, *Action comparée des deux vagues sur le coeur de la Cistudo europaea. Compt. R. Soc. Biol., 1907, p. 1025.*
52. **Haro**, *Mémoire sur la respiration des grenouilles, des salamandres et des tortues. Ann. Sc. nat., 2. Sér., Zool., T. 18 (1842), p. 43.*
53. **Heinemann, C.**, *Ueber die Atembewegungen der Reptilien. Pflüg. Arch., Bd. 15 (1877), p. 430.*
54. — *Ueber nicht der Lungenrespiration dienende sog. „oszillatorische" Kehlkopfbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Ebenda, Bd. 34 (1884), p. 275.*
54a. **Hilzheimer, M.**, *Handbuch der Biologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1913.*
55. **Kahn, R. H.**, *Zur Lehre von der Atmung der Reptilien. Arch. f. Physiol. 1902, p. 29.*
56. **Kathariner, L.**, *Die Nase der im Wasser lebenden Schlangen als Luftweg und Geruchsorgan. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol. d. Tiere, Bd. 13 (1900), p. 415.*
57. **Keith, A.**, *Respiration in frogs. Nature, Vol. 69 (1904), p. 511.*
58. **Kobelt, W.**, *Eine tauchende Eidechse. Zool. Garten, Bd. 35 (1894), p. 253.*
59. **Langendorff, O.**, *Kleine Mitteilungen zur Atmungslehre. 1. Untersuchungen zum Atemmechanismus und zur Atmungsinnervation bei einigen Reptilien. Arch. f. Physiol., 1891, p. 486.*
60. **Langlois, J. P.**, *La lutte contre la chaleur chez les animaux poikilothermes. Compt. R. Soc. Biol., T. 54 (1902), p. 2.*
61. — *De la polypnée thermique chez les animaux à sang froid. Compt. R. Acad. Sc., T. 133 (1902), p. 1017.*
62. — *La polypnée thermique chez Agama colonorum; influence de la dépression barométrique. Compt. R. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 1523.*
63. — *Sur la polypnée thermique chez les poikilothermes. Ebenda, T. 56 (1904), p. 559.*
64. — et **Pellegrin, J.**, *A propos de la régulation thermique des reptiles. Ebenda, T. 55 (1903), p. 875.*
65. **Luciani, L.**, *Physiologie des Menschen, Jena, Bd. 1 (1905), p. 418.*
66. **Marcacci, A.**, *Les rapports des organes de la respiration et de la natation chez les pulmonés aquatiques. Arch. ital. de Biol., T. 22 (1895), p. 196.*
67. **Meckel, F.**, *Beiträge zur Geschichte des Respirationssystems der Amphibien. Deutsch. Arch. f. Physiol., Bd. 5 (1819), p. 223.*
68. **Milani, A.**, *Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 7 (1894); Bd. 10 (1897).*
68a. **Milne-Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris, T. 2 (1857).*
69. **Mitchell, Sir**, and **Morehouse, G.**, *Researches into the anatomy and physiology of respiration in the Chelonia. Smiths. Contrib. to Knowledge, Washington 1863. Ref. Ann. d. Sc. nat., 5. Sér., Zool., T. 3 (1865), p. 211; Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 2 (1865), p. 109.*
70. **Owen, R.**, *The anatomy of vertebrates, 1866, p. 530.*
71. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Berlin, Bd. 2 (1880).*
72. **Panizza**, *Sur la respiration chez les grenouilles, les salamandres et les tortues. Ann. d. Sc. nat., 3. Sér., Zool., T. 3 (1845), p. 240.*
73. **Planchut, E.**, *Les serpents de mer aux Philippines. Rev. Scient.. T. 2 (1899), p. 121.*
74. **Prevost, J. L.**, et **Saloz, J.**, *Contribution à l'étude des muscles bronchiques. Arch. internat. de Physiol., T. 8 (1909), p. 327.*
75. **Rouch, G.**, *D'un nouveau mécanisme de la respiration chez les thalassochéloniens. Bull. Soc. Zool. France, T. 11 (1886), p. 461. (Neap. Jahrb.)*
76. **Sabatier, A.**, *Du mécanisme de la respiration chez les chéloniens. Rev. d. Sc. nat. Montpell., (2) T. 2 (1881), p. 417.*
77. **Schiff, M.**, *Gesammelte Beiträge zur Physiologie, Bd. 1 (1894), p. 94.*
78. **Schlegel**, *Essay sur la physionomie des serpents, Amsterdam 1837 (Lit. nach P. Bert).*
79. **Sibson**, *On the mechanism of respiration. Phil. Trans., Vol. 4 (1846), p. 501.*

80. **Siebenrock, F.**, *Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise von Dr. Werner nach Aegypten und im ägyptischen Sudan. 4. Krokodile und Schildkröten. Sitzber. d. Wien. Akad. d. Wiss., Bd. 115 (1906), p. 817.*
81. **Siefert, E.**, *Ueber die Atmung der Reptilien und Vögel. Pflüg. Arch., Bd. 64 (1896), p. 321.*
82. **Steck, L.**, *Der Stimmapparat des Hemidactylus Garnoti Dum. et Bibr. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 25 (1908), p. 611.*
83. **Steiner, J.**, *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. 4. Reptilien etc., Braunschweig 1900, p. 14.*
84. **Tiedemann, F.**, *Ueber einen beim gefransten Gecko oder Wanderkletterer entdeckten Luftbehälter. Deutsch. Arch. f. Physiol., Bd. 4 (1818), p. 549.*
85. **Tornier, G.**, *Bau und Betätigung der Kopflappen und Halssäcke bei Chamäleonen. Ein Beitrag zur Biotechnik. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. 21 (1904).*
86. **Townson**, *Tracts and observations in natural history and physiology, London 1799, p. 91.*
87. **Treviranus, G. R.**, *Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens, Bremen, Bd. 1 (1831), p. 252.*
88. **Voeltzkow, A.**, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von Crocodilus madagasc. Abh. Senckenb. Gesellsch. Frankfurt, Bd. 26 (1899), p. 1.*
89. **Werner, F.**, *Brehms Lurche und Kriechtiere. Bd. 1 (1912), Bd. 2 (1913).*
90. **Wiedersheim, R.**, *Das Respirationssystem der Chamäleoniden. Ber. d. Naturf. Gesellsch. z. Freiburg i. Br., Bd. 1 (1886), p. 15.*
91. **Zunz, E.**, *Un appareil à contention pour tortues. Arch. di Fisiol., Vol. 5 (1908), p. 110.*

XVII. Vögel.

Die an die Reptilien morphologisch eng sich anschließenden Vögel zeichnen sich ebenfalls durch eine strenge Lokalisation des Gasaustausches zwischen dem inneren und äußeren Medium — in den Lungen — aus, aber die Einrichtung des Atmungsapparates, insbesondere seine Vaskularisation und Durchlüftung, ragt — im Zusammenhange mit der hohen Intensität des Stoffwechsels des homoiothermen Vogelorganismus — weit über diejenige der Reptilien hinaus, ähnlich wie auch die Ausbildung der Hilfsmechanismen der Lungenventilation, als welche insbesondere der Luftsackapparat anzuführen ist. Die Vollkommenheit der den Gasaustausch fördernden sekundären Atemeinrichtungen ist bei den Vögeln so hoch, daß man sie mit Recht noch über diejenige der Säugetiere stellen kann.

Die (einsaugenden) Bewegungsmechanismen der Lungendurchlüftung sind in den Thorax- und in den Bauchwänden entwickelt, während von den teilweise noch bei den Reptilien, besonders aber bei den Amphibien vorhandenen Kopfatemmechanismen nur die Kehloszillationen einiger Arten angeführt werden könnten.

Mechanismus der Thoraxatembewegungen vom morphologischen Standpunkte geschildert.

Der Thorax ist bei den Vögeln mächtig entwickelt, indem die Rippen auch den größten Teil des Bauchraumes umfassen. (Die letzten Rippen können sogar mit der Ventralfläche des Hüftbeins verwachsen

sein und bis zum Schambein reichen, wie denn auch das Brustbein sogar das Niveau der Hüftgelenke überragen kann, BAER [4] u. a.)

Die wahren Rippen der Vögel bestehen aus dem Dorsalteile („eigentliche“ Rippen, Vertebral-, Spinalrippen mit Hamulus s. Processus uncinatus) und dem Sternalteile (Sternalrippe, Sternocostalknochen); die Ossa sternocostalia sind im allgemeinen kürzer, nur die letzten sind ungefähr gleich lang: sie sind schief nach vorn gerichtet und in eine am Seitenrande des Brustbeines ausgekehlte Rinne eingelassen, während ihr oberes Ende unter fast rechtem Winkel sich mit dem distalen Ende der Vertebralrippe gelenkig verbindet (der Winkel wird bei den proximalen Rippen fortschreitend größer); die sternalen Enden sind kolbig verdickt. Der obere und hintere Kopf der Rippen (Capitulum) ist an dem Querfortsatz, der untere und vordere (Tuberculum) an dem Wirbelkörper selbst eingelenkt; das erste Rippenpaar setzt sich an den 3. Brustwirbel an. Etwa von der Mitte des Hinterrandes der Rippen (die erste und letzte ausgenommen) springt ein nach hinten gekrümmter platter Fortsatz (Processus uncinatus) vor, dessen freies Ende sich der folgenden Rippe auflegt. Bei Tauben gibt es ein (zwei) vorderes und zwei hintere Paare „falscher“ Rippen, welche kürzer sind und frei in den Muskeln enden. — Der dorsal ausgekehlte Körper des Brustbeines besitzt nach vorn einen Vorsprung, an welchen sich die Sehnenbänder des Rabenbeines (Coracoids) anheften, in die seitlichen Auskehlungen daneben sind die unteren Enden der Rabenbeine eingelassen. Der vordere Wall seiner Rippenrinne springt als sogenannter Costalfortsatz vor, der hintere geht in den langen abgeplatteten hinteren Seitenfortsatz über, hinter dem der Brustbeinrand tief ausgeschnitten ist und zu einer Ecke sich ausschweift. Der Kamm des Brustbeines läuft nach vorn in einen kurzen Sporn aus, an welchen sich das Gabelbein (Furcula) sehnig befestigt. — Die Hakenfortsätze, dann die oft große Breite der Rippen, die feste Verbindung der Dorsalwirbel und die Beschaffenheit des Brustbeines und der Schultergürtel bedingen ein festes Gefüge des Thorax, das insbesondere in Beziehung zur Flugfähigkeit steht (SIEFERT, 125; BAER, 4, u. a.).

Die Zahl der Rippen, welche das Sternum erreichen, ist sehr verschieden: 3 (*Rhea*), 4—5 (z. B. *Casuarius, Ardea strix,* bei *A. virgo* 7, 4 Hühnerarten, 5 *Fringilla, Corvus, Vultur, Ciconia*), 7 (*Milvus, Cygnus,* einige Adler), 8 (*Grus*), 9 (*Cygnus musicus*), MAGNUS, 90.

Die Vertebral-, sowie Sternalgelenke der Vögel erlauben als Ginglymi die Bewegung um eine Achse, welche bei den ersteren von vorn nach hinten, bei den letzteren quer gerichtet ist; die Hauptaktion der Rippen besteht in ihrer Hebung (eine Rotation nach außen ist bis zu einem gewissen Maße in den Gelenken zwischen Ventral- und Dorsalteilen der Rippen möglich). Bei der Hebung entfernt sich das distale Ende der Dorsalteile von der Wirbelsäule und das mit denselben gelenkig verbundene Ende der Ventralteile vom Brustbein: dadurch wird der in der Kadaverstellung ungefähr rechte Winkel zwischen beiden Rippenteilen stumpf, und das Brustbein wird erheblich nach vorn von der Wirbelsäule entfernt. Da aber der Winkel, welchen die beiden Rippenteile einschließen, bei den vorderen Rippen beträchtlich größer ist als bei den hinteren, ist die Brustbeinbewegung distal bedeutender; der Unterschied des Betrages der Hebung vorn und hinten ist nebstdem durch die geringere Länge der proximalen Rippen bedingt. (Damit steht vielleicht die Erscheinung im Zusammenhange, daß bei guten Fliegern und Läufern die Rippen sehr weit nach hinten verlaufen.)

Nach MAGNUS (91) bestehen ausgiebige Bewegungen insbesondere an den sternalen Abschnitten. SIEFERT (125) bekämpft die Ansicht von der geringen Beweglichkeit der dorsalen Abschnitte durch den Hinweis auf die Bauverhältnisse des Thorax überhaupt und seine Muskulatur, sowie durch Beobachtung des lebenden Tieres (höchstens die unmittelbar den Wirbeln benachbarten Teile vollführen geringe Exkursionen, aber die distalen Teile werden schon kräftig gehoben).

BAER (4) führt an, daß die Beweglichkeit der Rippen in der Richtung des transversalen Brustdurchmessers verschieden ist, einmal in den verschiedenen Thoraxregionen einer und derselben Art, dann aber ganz besonders bei den verschiedenen Arten je nach ihrer Flugtüchtigkeit (bei Arten, die gar nicht oder nur wenig fliegen, ist sie allgemein, dagegen bei guten Fliegern beschränkt auf die zwei bis drei letzten Rippenpaare). Die Beweglichkeit der Rippen ist weniger von der Entfernung des Rippenköpfchens vom Rippenhöcker (wie bei den Säugetieren), als vielmehr von der Neigung des dorsalen Endstückes der Rippe zur Wirbelsäule abhängig (d. h. von dem Winkel, den eine durch Höcker und Köpfchen gelegte gemeinsame Achse mit der Medianebene des betreffenden Wirbels bildet).

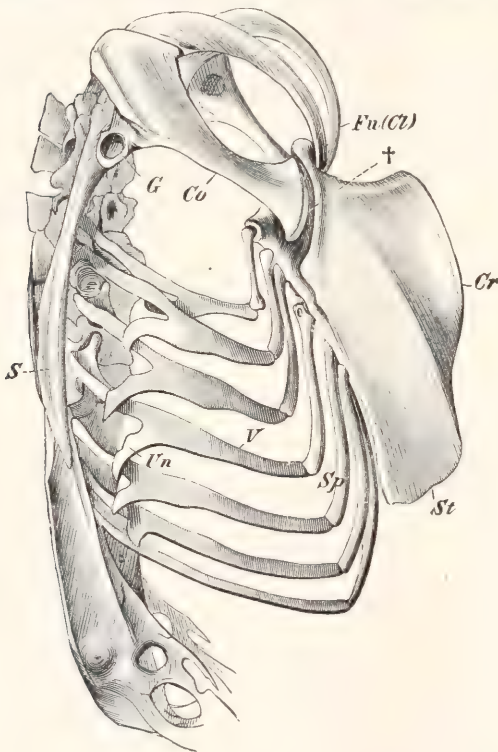


Fig. 161. Rumpfskelett eines Falken (nach WIEDERSHEIM, 144). *Co* Coracoid, welches mit dem Sternum *St* bei † gelenkig verbunden ist, *Cr* Crista sterni, *Fu* Furcula (Clavicula *Cl*), *G* Gelenkfläche derselben für den Humerus, *S* Scapula, *Sp* sternaler, *V* vertebraler Abschnitt der Rippen, *Un* Processus uncinati.

BAER (4) und SOUM (126) haben die proximalwärts erfolgenden Verschiebungen der Coracoide mit Nachdruck hervorgehoben (um eine quer durch deren Verbindung mit der Scapula hindurchgehende Achse); s. noch weiter.

Die im Vergleiche mit den Säugetieren stärkere Thoraxerweiterung der Vögel ist hauptsächlich durch die zwischen den dorsalen und ventralen Rippenabschnitten eingeschalteten Gelenke ermöglicht (schon bei den Reptilien können gewisse Anklänge hieran vorgefunden werden, s. p. 812).

Während SIBSON (123), BERGMANN (8), COLIN (29), PAGENSTECHER (104) u. a. auf die vertikalen, MAGNUS (91), SAPPEY

(118), CAMPANA (24) auf die transversalen Verschiebungen der Thoraxwände Gewicht gelegt hatten, wurden von MILNE-EDWARDS (96), P. BERT (11) u. a. Volumänderungen in beiderlei Richtung hervorgehoben.

Die Atembewegungen wurden von den älteren Autoren hauptsächlich aus den anatomischen Verhältnissen abgeleitet, nur teilweise durch direkte Beobachtungen (s. bei TREVIRANUS, 136, nach MERREM, 94; CUVIER, 34 u. a.); auch in der neueren Zeit beruhen manche funktionellen Angaben nur auf indirekten Schlüssen (FÜRBRINGER, GADOW, 58; MAGNUS, 91), aber auf Grund der morphologischen Untersuchungen ist es gelungen, mit Hilfe der direkten experimentellen und insbesondere graphischen Methoden den Atemmechanismus der Vögel gründlicher zu erforschen (P. BERT, 11; KNOLL, 78; COUVREUR, 31; SIEFERT, 125; GROBER, 62; GRÜNWALD, 63; FRANÇOIS-FRANCK, 52—54, usw.).

Die Mm. intercostales sind bei den Vögeln für den Atemmechanismus sehr wichtig. Es sind da die Mm. intercostales externi auf den dorsalen Teil der Rippen beschränkt und fehlen auf den Sternalrippen vollständig; vom Hinterrande der Rippe verlaufen sie schräg ventralwärts und kaudalwärts zum Vorderrande der nächstfolgenden Rippe, durch die Processus uncinati in zwei Abschnitte getrennt, von denen die ventralen meistens weit stärker entwickelt sind; am mächtigsten sind sie bei den proximalen Rippen entwickelt. Die Mm. intercostales interni finden sich einerseits zwischen den distalen Hälften der Dorsalrippen und zwar besonders entwickelt nur bei den distalen (hinteren) Rippen (bei den proximalsten können sie sogar fehlen) — sie verlaufen vom Vorderrande der Rippen ventral und kopfwärts zum Hinterrande der nächstvorderen Rippe; andererseits bestehen, als sogenannte Mm. interappendiculares costarum, Faserzüge zwischen den Sternalrippen, besonders vorn entwickelt, während sie bei den distalen Rippen halb sehnig oder sogar aponeurotisch geworden sind: der Faserverlauf dieser Muskeln steht bei Ruhestellung des Thorax in der Mitte zwischen demjenigen der eigentlichen Mm. interni und Mm. externi (bei einem Rippenwinkel von 180° aber stimmt derselbe mit dem der Mm. interni überein).

TIEDEMANN (134) hat die Mm. interni und interappendiculares als Exspiratoren gedeutet. S. auch DROSIER (37), der für die Externi Hebung, für die Interni Senkung der Rippen als Effekt angibt.

D'ALTON (nach MAGNUS, 91) schreibt den Mm. interni und interappendiculares ähnlich wie MAGNUS eine inspiratorische Wirkung zu; MAGNUS will vom physiologischen Standpunkte keinen Unterschied in der Wirkung der Mm. externi und interni machen: er beruft sich hierbei auf HENLE, der die Ansicht von der Herabziehung der Rippen durch die Mm. interni überhaupt widerlegt haben soll; dann auf die speziellen Verhältnisse des Vogelthorax, wo die Mm. interappendiculares nur zwischen den proximalen Ventralrippen vorkommen können, während man gerade für die distalen ausgeprägte Herabzieher erwarten sollte, welche den höher gelegenen Depressores einen festen Angriffspunkt geben würden; endlich auf die Uebereinstimmung der Faserrichtung, ja sogar teilweise Verschmelzung der oberen Mm. interappendiculares mit dem M. triangularis, den man doch nicht als Depressor deuten kann. Diese Auffassung wird von MAGNUS weiter noch durch den Befund gestützt, daß bei den proximalsten Rippen die Mm. interni fehlen können: dies ist dadurch erklärbar, daß ihre sonstige Heberwirkung durch die starke Entwicklung anderer Levatores ausgeglichen wird — wären sie Depressores, so müßten sie gerade hier sehr mächtig entwickelt sein.

Siefert (125) wendet demgegenüber ein, daß die exspiratorische Tätigkeit der Mm. interni wenigstens für die Reptilien (s. p. 811) mit voller Bestimmtheit erwiesen ist und überhaupt für die höheren Wirbeltiere wahrscheinlich gemacht werden kann; nun besteht aber in der Thoraxausbildung der Reptilien und Vögel eine ganz auffällige Analogie. Das Fehlen der Mm. interappendiculares an den distalen Brustbeinrippen findet darin seine Erklärung, daß distal mächtige Bauchmuskeln die Exspiration verrichten, demgegenüber sind proximal noch andere Exspiratoren entwickelt (z. B. der M. levator scapulae und gewisse Teile des M. serratus anticus major). Und der M. triangularis setzt sich an das als punctum fixum fungierende Sternum an, wogegen die Mm. interni sich zwischen den beweglichen Rippen erstrecken, so daß trotz der analogen Faserverlaufsrichtung keine Uebereinstimmung ihrer Tätigkeit bestehen muß. Endlich sind die eigentlichen Mm. interni in den distalen Zwischenrippenräumen am kräftigsten entwickelt, während Magnus keine Bemerkung betreffs der funktionellen Bedeutung der letzteren macht; ihre Anwesenheit in der unmittelbaren Nähe des Rippenwinkels bedingt aber, wenn sie wirklich als Herabzieher wirken, die Depression der Dorsalrippen und folglich auch der Sternalrippen.

Aber der eigentliche Beweis für die exspiratorische Wirkung der Mm. interni wird durch die Vivisektion geliefert; beim toten Tiere sind die Rippen einander genähert, ohne sich zu berühren, bei der Exspiration verengern sich die Zwischenrippenräume der Sternalrippen bis zum völligen Verschwinden, weniger diejenigen der Dorsalrippen: diese Verengerung kommt zustande auch nach der Abtrennung der Bauchmuskeln vom distalen Sternumrande, ja sogar noch dann, wenn die oberen, außer den Intercostales noch eigene Herabzieher besitzenden Rippen reseziert wurden. Die Exspirationsmuskeln der distalen Rippen können aber nur die Mm. interni sein. Die proximalen Rippen haben noch andere als intercostale Exspiratoren; diese kann man aber kaum am lebenden Tiere operativ entfernen; die exspiratorische Mitwirkung der proximalen Mm. interni der Vögel läßt sich aber auf Grund der klaren Verhältnisse bei den Reptilien höchst wahrscheinlich machen.

Die Mm. intercostales externi sind ohne Zweifel als Inspiratoren tätig. Als weitere Inspiratoren werden von Magnus dann angeführt: der bei den Vögeln zuweilen vorkommende, aber schwach ausgebildete M. scalenus primus, welcher aber, ebenso wie der M. teres inter primam et secundam costam ohne erhebliche Bedeutung ist, um so mehr aber die Mm. levatores costarum, die sich gewöhnlich schwierig von den Mm. intercostales externi sondern lassen (letzte Halswirbel und Rückenwirbel — Vorderrand der Dorsalrippe des folgenden Wirbels — Analoga der Levatores breves der Säugetiere; die Mm. longi fehlen). Ohne erhebliche Bedeutung ist der zuweilen vorkommende schwache M. sternocostalis superior (Magnus — vom Proc. lateralis superior sterni zur hinteren Fläche der letzten Halsrippe). Der M. serratus anticus major Magnus oder superficialis, pars posterior Fürbringer verläuft als verhältnismäßig kleiner Muskel (im Vergleich mit den Säugetieren) mit 2—5 Zacken an der 3.—6. Rippe und deren Proc. uncinati zum ventralen Scapularande: da dieser Knochen mit der Furcula und dem Os coracoideum fest verbunden ist, besitzt dieser Muskel bei den Vögeln eine viel ausgesprochenere respiratorische Bedeutung als bei Säugetieren; da die oberen Faserzüge von unten nach oben verlaufen, dienen sie als Depressoren der oberen Rippen, und die unteren Zacken, von oben nach unten gerichtet, als Heber der unteren Rippen, deren Mm. levatores minder ausgebildet sind (Magnus weist Tiedemanns Behauptung, er zöge die Scapula nach unten, ganz entschieden zurück, denn die Scapula ist mit Furcula und Os coracoideum fest verbunden und diese wieder mit dem Brustbein). Der M. serratus anticus minor Magnus (M. serratus superficialis pars anterior Fürbringer, vom vorderen Teile des äußeren Scapularandes zur 1. bis 3. Rippe) ist eigentlich eine Portion des Serratus major und nicht dem so benannten Muskel der Säugetiere analog (Magnus schließt sich der Meinung einiger älteren Autoren

an, daß er ein Analogon des M. pectoralis minor ist); seine Hebewirkung (MAGNUS) auf die oberen Rippen läßt sich nach SIEFERT am lebenden Tiere nicht sicherstellen. Unter dem sternalen Ende des Os coracoideum, von seiner hinteren Fläche und dem vorderen seitlichen Brustbeinausläufer entspringend und zur vorderen Fläche der oberen Brustbeinrippen (MAGNUS bei Raubvögeln, *Picus, Fringillae, Corvini*) oder zur vorderen Brustbeinfläche hinziehend, liegt der M. sternocoracoideus (subclavius) — er ist entweder Rippenheber oder fixiert das Os coracoideum an das Brustbein. Der M. sternocostalis (triangularis sterni) — von der Innenfläche des vordersten Endes des Proc. lateralis anticus sterni zu den proximalen Ventralrippen mit 3 bis 6 Zacken — hebt diese mächtig und rotiert sie etwas nach außen, wodurch die Brusthöhle erweitert wird; zwischen seiner Entwicklung und der des M. sternocoracoideus besteht eine Beziehung in der Weise, daß bei schwacher Ausbildung des einen der andere mächtig entwickelt ist (MECKEL).

Die Bauchmuskeln der Vögel (MAGNUS) besitzen als Respirationsmuskeln vorwiegend eine abdominale Wirkung, indem sie als Kompressoren des Abdomens die Luft der abdominalen Luftsäcke durch die Lungen treiben, demgegenüber tritt ihre Einwirkung auf den Thorax in den Hintergrund.

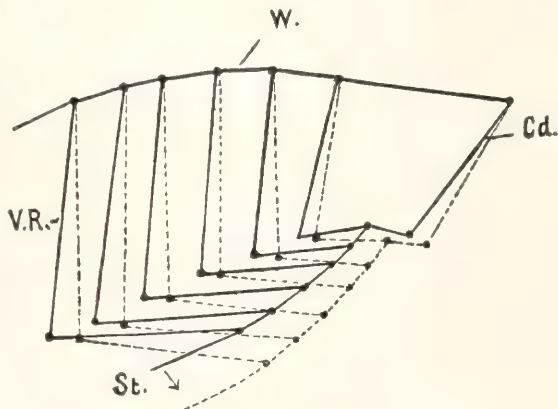


Fig. 162. Schematische Darstellung der Atemexkursionen der Rippen und des Brustbeins bei der Atmung des Vogels (nach BAER, 4). Exspirationsstellung ausgezogen, Inspirationsstellung punktiert. *W* Wirbelsäule, von der die Rippen (mit im Winkel sich verbindenden vertebralen *VR* und sternalen Abschnitten) zum Brustbein *St* ziehen, *Cd* Coracoid.

Die Hauptrolle bei der Exspiration spielt nach SIEFERT der M. obliquus abdominis externus (processus uncinati oder die vordere Fläche der Dorsalrippen — der vordere Teil des Os pubis); die dem Sternum zugekehrte Seite heftet sich als sehnige Membran an dessen Seitenrand an und verschmilzt in der Linea alba mit der anderseitigen. Er zieht die nach außen gerollten und erhobenen Rippen herab und drückt sie nach innen, wobei auch das Brustbein mit seiner distalen Portion der Wirbelsäule genähert wird; seine abdominale Portion ist als ein Teil der Bauchpresse tätig. Die zuckende unten geschilderte Exspirationsbewegung in der Bauchmitte wird nach SIEFERT vorwiegend durch den M. rectus bedingt; nächstdem kommen in Betracht der M. obliquus abdominis internus (zwischen dem M. externus und transversus von der letzten echten Rippe, Linea alba oder dem Außenrand der Rectusaponeurose zur Mitte des Os pubis und ilium, gleichsam als Fortsetzung der Mm. intercostales interni in der Lumbalgegend) und der M. transversus abdominis (Os pubis und ilium — bis zur Innenfläche einiger Rippen, MAGNUS bei *Gallus, Cucullus, Motacilla, Vanellus, Larus* u. a.), nicht bei den Raubvögeln: der erstere ist als Rippenherabzieher (nach MAGNUS aber nur unbedeutend), beide als wesentlicher Teil der Bauchpresse tätig. Geringere Bedeutung besitzt vielleicht nach MAGNUS als Herabzieher der proximalen Rippen der M. levator

scapulae serratus profundus (Querfortsatz des letzten Halswirbels und der ersten 3 Rippen — untere Fläche der fast fixen Scapula). Der M. quadratus lumborum (Tiedemann, Magnus) ist ganz unbedeutend. Die Rückenmuskeln kommen (da der Brust- und Lendenteil der Wirbelsäule starr sind) kaum in Betracht. (Meckel gibt aber nach Magnus an, daß beim Pinguin der M. sacrolumbalis sehr scharf ausgeprägt ist, was mit dem aufrechten Gang dieser Vögel zusammenhängen soll.)

Physiologische Untersuchung der Thoraxatembewegungen.

Abgesehen von älteren Forschern, über deren Beobachtungen noch im weiteren gelegentlich berichtet wird, finden wir insbesonders bei Sappey (118) eine eingehende Schilderung der äußerlich zutage tretenden Verschiebungen der Körperteile bei der Atmung. Zugleich mit der Erweiterung des Thorax soll eine Depression der Bauchdecken und der vorderen Halsregion stattfinden, und hinter der Flügelwurzel läßt sich das respiratorische Geräusch hören (umgekehrt bei der Exspiration, mit Ausnahme des Geräusches, das zu dieser Zeit fast völlig aufhören soll, s. weiter). Ueber die Hypothese von dem Antagonismus der terminalen und mittleren Luftsäcke, welche der Autor hiervon abgeleitet hat, wird im speziellen Abschnitte berichtet.

Bei unverletzten, mit den Händen gehaltenen oder in Rückenlage fixierten Tauben ist nach Knoll (78) insbesondere bei geringerer Respirationsfrequenz deutlich zu beobachten, daß sich die Exspiration zumeist in zwei Absätzen (s. auch weiter bei Grünwald im Abschnitte über Vaguseinwirkung und Fig. 174) vollzieht: an die passive Verkleinerung des Brustraumes soll sich eine kurze Kontraktion der Bauchmuskeln anschließen, welche sich besonders an dem untersten Abschnitte des Bauches ausprägt. — Nach der Entblößung der Bauchmuskulatur wird nach Siefert (125) folgende Folge der Bewegungen wahrgenommen: fast unmittelbar an die Inspiration schließt sich eine exspiratorische — vorzugsweise lateral lokalisierte — Kontraktion der Bauchwand an, welche wahrscheinlich hauptsächlich von der Tätigkeit des M. obliquus externus herrührt; wenn diese ziemlich langsam verlaufende Bewegung sich ihrem Ende nähert, erscheint plötzlich eine neue in der Medianebene gleichsam als Nachschlag, wobei die distale Spitze des Sternums sich zur Wirbelsäule bewegt — es handelt sich vorzugsweise um die Tätigkeit des M. rectus (s. unten). Unmittelbar darauf erfolgt eine inspiratorische Bewegung des Brustbeines nach außen und aufwärts; die anfangs energische Inspiration verlangsamt sich bald (sogar bis zur Bildung von kurzen inspiratorischen Pausen). Noch vor dem Ende der Inspiration kann zuweilen eine aktive Exspirationsbewegung der seitlichen Bauchwand beginnen. — Soums (126) Schilderung und insbesondere Deutung der nach Entblößung der Abdominalmuskeln zu beobachtenden Erscheinungen nähert sich mehr derjenigen von Knoll: die Exspiration verläuft deutlich in zwei Teilen (s. auch unten bei François-Franck, 53): die erste Phase erfolgt rasch, insbesondere bei dem am Rücken liegenden Vogel, wo man deutlich konstatiert, daß es sich um eine elastische Rückwärtsbewegung des Thorax handelt (beim freistehenden Tiere wird diese Bewegung durch das Gewicht des Brustbeines, der Brustmuskeln und Baucheingeweide deutlich erschwert), in der zweiten Phase kontrahieren sich die Abdominalmuskeln und auch die Intercostales interni; dementsprechend wird

auch bei graphischer Registrierung ein Unterschied der Kurven in der Rücken- und in der Normallage verzeichnet, sowie eine charakteristische Abänderung der Atemkurven nach der Durchtrennung der Bauchmuskeln.

Im letzten Falle erscheint in der Rückenlage eine sehr rasche Exspiration, um plötzlich sich zu verlangsamen — es fehlt der Widerstand der elastischen Bauchmuskeln; dann besteht eine deutliche Pause — es fehlt die mächtige exspiratorische Wirkung der Bauchmuskeln als zweite Phase; in der Normallage werden noch stärker abweichende Kurven aufgenommen (im Vergleiche mit den Kurven in der Rückenlage) als sonst.

Nach der Rückenmarksdurchtrennung im Bereiche des letzten Rippenpaares bleibt die Elastizitätswirkung der Bauchmuskeln erhalten, und die Atemkurven weisen in der Rückenlage eine kleine, aber in der (künstlich erhaltenen) Normallage um so stärkere Abweichung auf, bei der das Brustbein nur sehr geringe Exkursionen vollführt, zum Beweise, daß die Bauchmuskeln für die Exspiration (Kompression des Thorax, allerdings auch der hinteren Luftsäcke) von großer Bedeutung sind, von größerer als die Intercostales interni. Nach der Rückenmarksdurchtrennung im Bereiche des 3. Dorsalwirbels werden auch die Intercostales interni gelähmt (ebenso die Intercostales externi und die hinteren Rippenheber, doch wird die Einatmung hinreichend von den übrigen Inspiratoren besorgt): die Ausatmung wird dann, für gewisse Zeit ausreichend, nur durch die Elastizität des Thorax vollführt (lange Pausen in der Exspirationsstellung, besonders in der Rückenlage). Ueber die vermeintliche, nur unter abnormalen Bedingungen erfolgende exspiratorische Tätigkeit des Clavicularis brevis s. das Orig.

Von den Inspiratoren schätzt der Autor am meisten den Triangularis sterni (während die alleinigen vorderen Rippenheber den Thorax nicht genügend erweitern, kommt dies mit Hilfe des erwähnten Muskels ausgiebig zustande, auch bei Ausschaltung der hinteren Rippenheber und der Intercostales externi); derselbe vermag auch allein den Thorax hinreichend zu erweitern: die Durchtrennung des Rückenmarkes im Niveau des 2. Halswirbels ist tödtlich.

Die graphische Registrierung war auch bei den Vögeln von großer Wichtigkeit für die Analyse des Atemmechanismus, aber auch hier gingen (ähnlich wie bei den Reptilien usw.) die daraus gezogenen Schlußfolgerungen weit auseinander, je nach der verwendeten Methode. Wir wollen die Hauptergebnisse kurz zusammenfassen.

P. Bert (11) hat die Atembewegungen der Ente einerseits mittels einer Kopfkappe („muselière", einer für die Homoiothermen völlig ungeeigneten Methode), andererseits durch eine Trachealkanüle mittels Mareyscher Trommel aufgezeichnet: im ersten Falle erhielt er etwa 22 Atemakte in einer Minute (eine angeblich normale Frequenz), die ununterbrochen aufeinander folgten; die Exspirationsdauer war etwas größer (9:12); der Verlauf der Inspiration war fast gleichmäßig, die Exspiration erfolgte zuerst rasch, von dem zweiten Fünftel angefangen fortschreitend gedehnter; bei der zweiten Methode war die Exspiration etwas verkürzt (angeblich infolge der Abwesenheit der Glottisverengerung); ganz ähnliche Atemkurven bot die Taube dar (aber größere Frequenz), beim Huhn ergab die Registrierung des sagittalen Durchmessers des Thorax (mittels „pince thoracique") die beiden Phasen des Atemaktes im Anfangsteile etwas beschleunigt. Gegenüber Sibson (123) u. a., wo nur über Aenderungen des vertikalen Durchmessers des Thorax berichtet wird, legt Bert (nach Cuviers Bemerkung) auch auf transversale Verschiebungen Gewicht, die er auch registrierte:

er findet auf den entsprechenden Kurven, daß für den transversalen Durchmesser die Exspiration etwas später einsetzt, und zwar etwa in dem Momente, wo die erste jäh verlaufende Phase der Exspiration im vertikalen Durchmesser schon beendigt ist (die Gipfel der Exspiration werden in beiden Fällen gleichzeitig erreicht): aber dieser Befund wird durch seine eigenen Untersuchungen an den abdominalen Luftsäcken (s. p. 890) zweifelhaft, s. auch SOUM (126).

KNOLL (78) hat die Atemexkursionen der tracheotomierten Tauben von einer vorgeschalteten Atemflasche aus mittels der MAREYschen Trommel aufgenommen (dabei wurde immer zeitweise für Erneuerung der eingeschlossenen Atemluft gesorgt). Er hat dabei Kurven erhalten, bei denen in den beiden Atemphasen nach einem rasch verlaufenden Abschnitte eine langsam erfolgende Bewegung bis sogar Pause erschien: diese zweiten Abschnitte der beiden Atemphasen waren überhaupt sehr veränderlich, insbesondere betraf dies die exspiratorische Phase (s. ausführlich im Orig.); häufig kam eine ausgeprägte „aktive“ Exspiration, wofür KNOLL eine zuckungsähnliche Zacke hält, zustande. KNOLL hebt ausdrücklich hervor, daß die von ihm registrierten Atemkurven kaum als wahre Normalkurven anzusehen sind; er benötigte eben nur möglichst als Vergleichsbasis verwendbare Respirationskurven für seine Vagotomieversuche.

Die von SIEFERT (125) an tracheotomierten Tauben vermittels des Registriertambours gewonnenen Kurven (Fig. 163—166) haben ihn zu

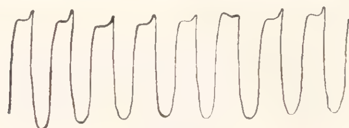


Fig. 163.

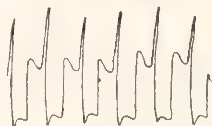


Fig. 164.

Fig. 163. Respirationskurven der Taube (nach SIEFERT, 125). Norm.
Fig. 164. Respirationskurven der Taube (nach SIEFERT, 125). Norm., tracheotomiertes Tier.

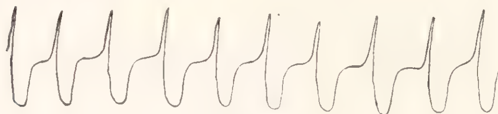


Fig. 165.



Fig. 166.

Fig. 165. Respirationskurven der Taube (nach SIEFERT, 125). Norm.
Fig. 166. Respirationskurven der Taube (nach SIEFERT, 125) Chloralisiertes Tier.

folgenden Schlüssen geführt: Der Brustkorb oszilliert um eine seiner Ruhestellung entsprechende Mittellage, deren Niveau in der Regel näher den inspiratorischen Kurvengipfeln liegen soll: es kommt hier also eine ganz auffallende aktive Exspiration vor. (Allerdings — bemerkt SIEFERT — ist es bei der Kompliziertheit und Empfindlichkeit des respiratorischen Mechanismus, in Anbetracht der Fixierung usw., schwer zu unterscheiden, was als typisch, normal gelten soll, auch bei der Registrierung, welche oft neue Eingriffe erfordert.) Bei den Vögeln fehlen die großen Atempausen der Reptilien, und während

der kürzeren Atemeinstellungen erscheint der Thorax in verschiedener Entfernung von der Ruhelage (es erscheinen z. B. kurze Pausen ganz nahe den exspiratorischen Gipfeln, aber auch erst nach teilweiser Erschlaffung der Exspiratoren, also eigentlich schon während der passiven Inspiration usw.)

An den bei tracheotomierten Tieren gewonnenen Kurven gelang es ihm auch, die oben geschilderten Vorgänge der gleichsam zweiphasischen Exspiration zu registrieren: der rasche exspiratorische Anstieg des Schreibhebels wird auf verschieden hohem Niveau unterbrochen, so daß entweder ein kleines Plateau (Verharren der Exspiratoren in maximaler Zusammenziehung) oder eine leichte Senkung der Pausenlinie (langsame Erschlaffung der Exspiratoren) zustande kommt; nachher aber wird durch die zuckende Kontraktion der median gelegenen Bauchmuskeln eine spitze Zacke verschieden hoch hervorgebracht. Die unmittelbar sich anschließende passive Inspiration geht wie bei den Reptilien meist ohne sichtbare Grenze in die aktive Phase über, an deren Ende eine kurze Pause angetroffen wird. Die erwähnte exspiratorische Zacke kann aber bei einem und demselben Tiere völlig fehlen oder wieder extrem ausgebildet sein; bei verschiedenen Individuen werden oft besondere, ziemlich konstante Kurvenformen erhalten, größtenteils dadurch bedingt, daß diese Zacke sich in verschiedenen Momenten aufsetzt (sogar im Verlaufe der passiven Inspiration); nebstdem ist die Art, wie die Inspiration in die Exspiration übergeht, von Belang.

Gegenüber Knoll, der die zuckungsähnliche Zacke als die eigentliche aktive Exspiration betrachtet, hält Siefert schon den viel größeren vorangehenden Teil der Exspirationsphase für aktiv.

Im Vergleiche mit den Säugetieren wird von Siefert ausdrücklich hervorgehoben, daß in der Ruhelage des Thorax bei den Vögeln in keinem Teile der Brustbauchhöhle ein negativer Druck herrscht. Bringt man Oeffnungen in der dorsalen, die Lungen bedeckenden Thoraxwand an, ohne die Lungen zu verletzen, so wird dadurch der Atemmechanismus in keiner Weise gestört (Baer, 4).

Soum (126) hat die Atembewegungen bei fixierten, am Rücken liegenden Tieren (Tauben, Enten, Hühnern) registriert (nachdem er sich überzeugt hatte, daß die Bewegungen beim freien Tiere auf die gleiche Weise verlaufen), indem er Nadeln in das Sternum usw. einstach und mittels eines leichten Hebels die feinsten Verschiebungen der Skeletteile getreu aufzeichnete. Die Brustbeinbewegungen erfolgen in vertikaler Richtung, ein wenig stärker am distalen freien Ende als am proximalen; die Inspirationsphase verläuft gleichmäßiger als die Exspiration, welche am Anfange steiler ist, um sich dann zu verlangsamen; die Dauer der Inspiration verhält sich zu derjenigen der Exspiration ungefähr wie 3 : 4, was durch die partielle Schließung der Glottis bedingt sein soll, denn nach der Tracheotomie wird die Exspirationsdauer der Inspirationsdauer gleich. Außerdem bewegt sich das Sternum auch horizontal, während der Inspiration proximal-, während der Exspiration distalwärts, und zwar synchron mit den Vertikalexkursionen. Sehr bemerkenswert ist das Verhältnis der Coracoide, welche (zugleich auch die Claviculae) während der Inspiration nach vorn sich bewegen (auch bei guten Fliegern, bei denen man Unbeweglichkeit des Schultergürtels anzunehmen pflegt); die vertikale Aufwärtsbewegung des Sternums (s. oben) wird um diese vertikale (passiv, in Abhängigkeit von der Bewegung des Sternums erfolgende) Verschiebung der Coracoide vergrößert, so daß auch der prästernale

Abschnitt des Thorax ausgiebige Volumänderungen aufweist; Soum macht da auf die (allerdings auf andere Weise zustande kommenden) Bewegungen des Schultergürtels der Chelonier bei der Atmung aufmerksam (s. p. 858, sowie auch auf den „type costo-supérieur" der Säugetiere und des Menschen). — Die Rippenbewegungen hat Soum vermittels der erwähnten Nadeln sowie des „tambour à compas" aufgezeichnet und P. Bert gegenüber (der von zeitlichem Voraneilen des Sternums vor den Rippen spricht) völlige Uebereinstimmung sowohl der vertikalen als auch der transversalen Exkursionen derselben mit den Brustbeinbewegungen nachgewiesen, was auch bezüglich der Druckänderungen in den abdominalen Luftsäcken gilt: hier hat aber auch P. Bert eine solche Uebereinstimmung gefunden, eigentlich im Gegensatz zu seiner oben erwähnten Behauptung. Der Rippenwinkel vergrößert sich während der Inspiration, d. h. die Rippen werden proximalwärts verschoben. — Die Atemphasen erfolgen ohne Pausen nacheinander; die Exspiration ist etwas länger, zuerst rasch, später verlangsamt; die Inspiration verläuft mit annähernd konstanter Schnelligkeit.

Baers (4) mit Mareyscher Vorrichtung aufgenommene Luftbewegungen in der Trachealkanüle zeigen etwas längere Inspirationen als Exspirationen: 13 : 12; nach der Einatmung kann eine kleine Pause vorkommen. Auch die Registrierung der Volumschwankungen eines Luftbehälters, aus welchem der Vogel normal atmete, hat ähnliche Kurven ergeben.

Außerdem hat Baer auch die Exkursionen der verschiedenen Regionen der Rumpfwand verzeichnet (Mareysche Trommel mit geeigneten Fühlhebeln) und die Brustbeinverschiebungen (mittels entsprechend fixierter Nadeln) registriert. Ausgiebiger als im transversalen fand er (Tauben, Krähen) die Volumzunahme des Brustkorbes im dorsoventralen Durchmesser; das Brustbein verschiebt sich im vorderen Abschnitt bei der Inspiration fast nur proximalwärts, im kaudalen mehr ventralwärts, zugleich mit Pendelbewegung der Clavicula und des Coracoids. Die hintere Thoraxregion zeigt meist nur eine transversale Erweiterung; vom letzten Rippenpaar nimmt die Verschiebung nach vorn ab.

Gegen die Verwendung der Mareyschen Trommel zur Registrierung der Atembewegungen der Vögel lassen sich sowohl, wenn eine Atemflasche vorgeschaltet wird, als auch — und um so mehr — wenn die Trommel mit der Trachealkanüle durch den seitlichen Schenkel einer offenen T-Kanüle in Verbindung steht, gewichtige Einwände vorbringen. Grünwald (63) hat demgemäß den Gadschen Atemvolumschreiber benützt, der mit einem 3 dm^3 fassenden Gefäße verbunden war, aus welchem die Taube vermittels der Trachealkanüle atmete. Es wurde allerdings nicht ermittelt, inwiefern die Fixierung und die Kanüle den normalen Typus des Atmungsgeschäftes beeinflußten. Der Autor hat am häufigsten eine pausenlose Aufeinanderfolge einzeitiger und mit der gleichen Geschwindigkeit verlaufender In- und Exspirationen aufgezeichnet, mit geradlinigen und symmetrischen Phasenabschnitten; selten war in der Exspirationsphase gleichsam „ein weniger steiles, verschieden langes Mittelstück" eingeschaltet, was von einer abweichenden Tätigkeit der Bauchmuskeln abgeleitet wurde. Die Atemlage wies manchmal wellenförmige Schwankungen auf, beim ruhig atmenden Tiere pflegte sie aber gleich zu bleiben. Die Atem-

frequenz (30—60) betrug meistens 40 in 1 Minute, das Atemvolumen 4 (2—6) ccm, bei Unruhe bis 20 ccm.

In Rouses (117) Untersuchungen (s. weiter unten) wurde die Inspiration kürzer und regelmäßiger aufgezeichnet, zuerst mit raschem, in der Mitte verlangsamtem Verlaufe, endlich mit kurzer Pause; die Exspiration verkleinerte ihre Schnelligkeit fortschreitend; das Verhältnis der Dauer E : I war ungefähr 1,2 : 1, im ganzen verminderte sich das letztere an den nacheinander folgenden Tagen, um wieder anzusteigen, wenn ein oder mehrere Tage die Registrierung unterblieben war. Die Frequenz betrug ungefähr 33 in 1 Minute (individuell usw. sehr verschieden).

Im Anschluß an die oben erwähnten Beobachtungen Knolls, Sieferts und Soums über die zweiphasische Exspiration wären François-Francks (53) Ergebnisse anzuführen, wonach der exspiratorische, von den Luftsäcken in die Lungen gerichtete Luftstrom (s. unten) eine Anfangs- und eine terminale (oder präinspiratorische) Verstärkung aufweist; bald ist die erste, bald die zweite Drucksteigerung ausgiebiger, zuweilen sind beide gleich groß; es wird diese Erscheinung ähnlich wie bei Knoll und Soum gedeutet.

François-Francks (54) eingehenden graphischen Studien an immobilisierten (nicht narkotisierten) Tauben haben bestätigt (s. Soum), daß das Brustbein sich longitudinal (bei der Inspiration proximalwärts usw.) sowie vertikal verschiebt (die vertikale Bewegung soll aber um ein kleines Zeitintervall der longitudinalen vorangehen); die größten Exkursionen weisen die hinteren Rippen auf, wobei die transversal gerichtete Bewegung mit der longitudinalen gleichzeitig erfolgt, wogegen die Brustbein- und Rippenbewegungen nicht genau synchron zustande kommen sollen, wie das besonders während reflektorischer Dyspnoë zu sehen ist; das Brustbein zieht keinesfalls die Rippen hinter sich her, noch umgekehrt, sondern beide Respirationsapparate sind selbständig tätig, nur zentral verschiedenartig assoziiert. Am Ende der Exspiration, wo die zweite Verstärkung des Luftstromes nach den Lungen stattfindet, werden durch plötzliche Zusammenziehung der Bauchmuskeln das Brustbein und die Rippenfächer nach hinten gezogen (das Brustbein mehr nach oben, die Rippen mehr nach unten); zugleich kontrahieren sich die Cervicalmuskeln. Bei der Inspiration erweitern sich (s. schon oben) die Brust- und Bauchhöhle parallel. Endlich bewegt sich bei der Inspiration das Becken nach vorn und unten, umgekehrt bei der Exspiration.

Siehe auch bei Fano und Masini (47). Neuerdings hat Huxley (s. weiter unten) vermittels Luftkissen und Mareyscher Schreibvorrichtung an in Rückenlage (mit freiem Kopfe) gehaltenen Enten im Durchschnitte 20 Atemakte in 1 Minute aufgenommen, wobei die Inspirations- zur Exspirationsdauer sich wie 1 : 1,3 verhielt. — Stübel (130b) hat mittels Trachealkanüle und Mareyscher Trommeln im ganzen ähnliche Atemkurven erhalten, wie Siefert; während sich zwischen verschiedenen Arten keine wesentlichen Unterschiede nachweisen ließen, bestand bei einem und demselben Tiere außerordentliche Mannigfaltigkeit der Kurven. Die Schnelligkeit des Verlaufes ist in der Norm bei beiden Phasen des Atemaktes gleich; bei Verlangsamung des Atemrhythmus handelt es sich entweder um Pausenbildung oder um Verlangsamung des Verlaufes der Atemzüge (die eine Phase pflegt hier, und zwar in gewissem Abschnitte gedehnter

zu sein: die Inspiration gewöhnlich in der Mitte, die Exspiration in der Mitte oder am Ende, mit allen Uebergängen bis zur Exspirationspause, worauf die Exspiration zackenartig erfolgt und plötzlich in die Inspiration übergeht, s. auch den Abschnitt über die Vaguseinwirkung).

Die Bedeutung der zwerchfellartigen Gebilde.

Die als Zwerchfell bezeichneten Gebilde der Vögel (Harvey, Perrault usw.; Milne-Edwards, 96; Sappey, 118; Huxley, 76; Gadow, 58, usw.; neuerdings Müller, 99) unterscheiden sich sowohl morphologisch als auch funktionell von dem Säugetierdiaphragma. Von den membranösen, die Brusthöhle durchsetzenden Gebilden werden zwei in engerer Beziehung zu den Lungen gefunden und, da sie auch Muskelelemente enthalten, als Zwerchfelle angeführt.

Das quere oder pulmonale Zwerchfell (diaphragme antérieur, Milne-Edwards; d. pulmonaire, Sappey; pulmonary aponeurosis, Huxley) bedeckt als breite Aponeurose die freie Lungenoberfläche, zwischen dem 2. und 6. Rippenpaare entspringend; es verbindet sich in der Medianebene mit einer an der Wirbelsäule ihren Ursprung nehmenden Scheidewand (Mediastinum): dadurch sind die Lungen und die cervicalen Luftsäcke von der hinteren Abteilung der Bauchhöhle getrennt. Quergestreifte Muskelbündel, von Intercostalnerven innerviert, begeben sich zu der Aponeurose von den Dorsalrippen (Mm. costopulmonales) und vom Processus lateralis anterior sterni (Mm. sternopulmonales, Gadow).

Das schräge oder abdominale Zwerchfell (diaphragme postérieur, Milne-Edwards; d. thoraco-abdominal, Sappey; obliquum septum, Huxley) besteht fast völlig aus elastischen Fasern und breitet sich (als Fortsetzung des ventralen Mediastinumrandes) durch die Bauchhöhle schräg zu deren Wänden und zu dem distalsten Brustbeinrande aus, medialwärts verbindet es die Medianlinie des Brustbeines mit dem Pericardium (s. auch Gadow, 58).

Demgemäß werden in der thoraco-abdominalen Höhle folgende Räume unterschieden (Fig. 167): nach vorn und dorsalwärts vom Septum obliquum das Cavum respiratorium (mit den Lungen und Luftsäcken), nach hinten und ventral das Cavum cardio-abdominale (Huxley, mit dem Herzen und den übrigen Eingeweiden und dem Saccus cervicalis). Das Cavum respiratorium zerfällt wiederum in das Cavum pulmonale (jederseits nach vorn von dem Septum pulmonale, mit den Lungen und präbronchialen Luftsäcken) und das Cavum subpulmonale (Huxley), jederseits zwischen dem Septum pulmonale und obliquum mit den übrigen Luftsäcken: Saccus interclavic., intermed. ant. und post., abdominalis; dieser Raum ist vierteilig, entsprechend den durch drei Septa getrennten postbronchialen Luftsäcken. Mit dem Zwerchfell der Säugetiere könnte man höchstens das sogenannte quere Zwerchfell mit den sternalen und lateralen Portionen des Zwerchfells vergleichen, aber kopfwärts vom queren Zwerchfell liegen bei den Vögeln nur die Lungen und cervicalen Luftsäcke, während das Herz ventralwärts sich befindet (Huxley); kaudalwärts würde der wesentliche Teil des Thoraxraumes mit der Bauchhöhle zu liegen kommen; doch wird durch das für die Vögel charakteristische abdominale Zwerchfell (welches man höchstens mit Teilen des Säugetiermediastinums in Beziehung bringen könnte) dieser Raum in eine Abteilung für die Luftsäcke und in eine Abteilung für das Herz und die Eingeweide getrennt; andererseits ist, ähnlich wie der Pulmonalraum, dieser Subpulmonalraum paarig ausgebildet, während die das Herz und die Eingeweide enthaltende Abteilung einheitlich ist. Weder

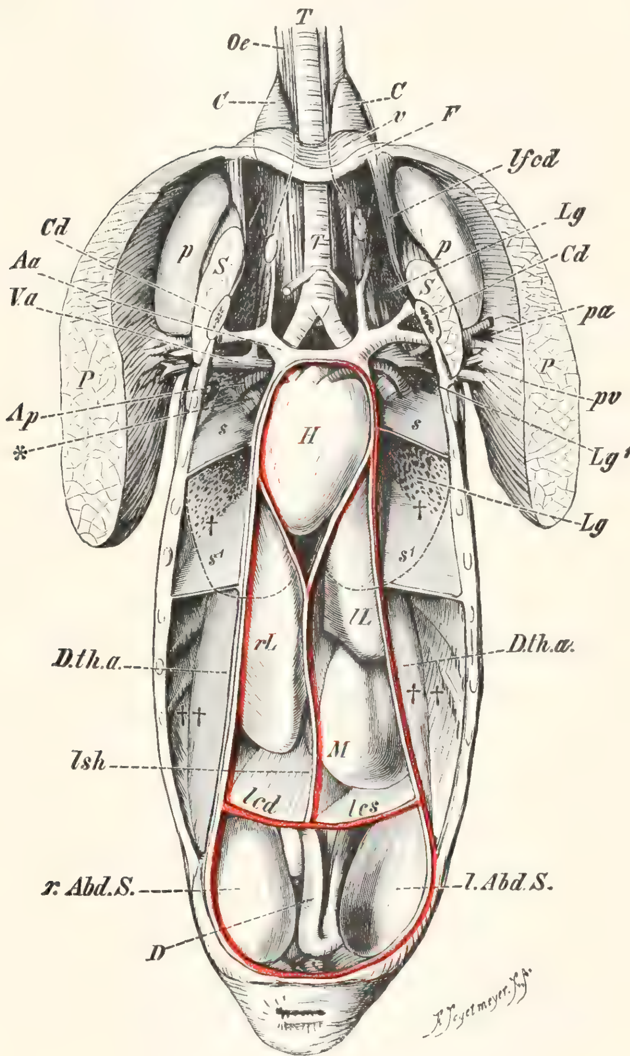


Fig. 167. Verteilung der Luftsäcke und Rumpfeingeweide der Ente nach Entfernung der ventralen Rumpfwand (nach STRASSER, s. WIEDERSHEIM, 144). *Cd* Coracoid, *C* Cervicalsack, *D.th.a.* Diaphragma thoracoabdominale, *F* Furcula, *H* Herz im Herzbeutel, *lcd, lcs* Ligamentum coronarium hepatis dextrum et sinistrum, *Lg*, Lg^1 Lunge, *P* großer Brustmuskel, *p* Pectoraltasche zwischen Coracoid, Scapula und den vordersten Rippen, mit dem Supracoracoidalraum kommunizierend, *r.Abd.S.*, *l.Abd.S.* rechter und linker Abdominalsack, *rL, lL* rechter und linker Leberlappen, *S* M. subclavius, *s s* Scheidewand zwischen den vorderen diaphragmatischen Säcken und dem im vordersten Teil des Thorax gelegenen Supracoracoidalsack, $s^1\,s^1$ Scheidewand zwischen dem hinteren diaphragmatischen Luftsack und dem vorderen diaphragmatischen Luftraum, *T* Trachea, *v* vorderes Wandstück des Supracoracoidalsackes, * Eintritt des Trachealastes in die Lunge, † vorderer, †† hinterer diaphragmatischer Luftraum, Rot: Schnittlinien des Pericards und Peritoneums.

zwischen den Lungen und dem Zwerchfell, noch zwischen den Lungen und Rippen findet man einen Raum, welcher den Pleurasäcken der Säugetiere funktionell entsprechen würde.

Ueber den Anteil dieser zwerchfellartigen Gebilde wurden schon vor langer Zeit verschiedene Ansichten geäußert, die aber meistens nur anatomisch und sogar da nur ungenügend begründet waren. HARVEY (s. SAPPEY, 118) hat die muskulöse Natur dieser Gebilde hervorgehoben, PERRAULT hat das pulmonale Diaphragma direkt als „muscle du poumon" bezeichnet, das andere als eigentliches Diaphragma angeführt; in der Akademie wurde 1689 (Histoire de l'Acad. d. Sciences, T. 2, p. 63) an einer lebenden Gans bei der Exspiration die Abhebung der beiden Gebilde von den Rippen, bei der Inspiration aber die Annäherung an dieselben beobachtet usw. FULD (57) meint, daß das pulmonale Diaphragma exspiratorisch tätig ist. Bei TREVIRANUS (136) wird (nach MERREM) der Einfluß der Thoraxerweiterung auf die Lungen gering eingeschätzt, weil die letzteren „an ihrer ganzen hinteren Fläche mit dem Rückgrat und den Rippen verwachsen sind. Die Vögel haben deswegen noch ein anderes Mittel zum Einatmen an einem Muskel, der flach wie der Zwerchmuskel, aber in seiner Befestigung von diesem verschieden, sich von den hinteren Stücken der Rippen nach der unteren Fläche der Lungen ausbreitet und, indem er sich zusammenzieht, die letzteren ausdehnt." Nach SAPPEY (118) soll das Zwerchfell der Vögel ähnlich wie bei den Säugetieren tätig sein: der „vertikale" (sternale) sowie der „horizontale" (costale) Abschnitt desselben werden gespannt und so die Bronchien und mit ihnen die Lungen ausgedehnt (s. auch bei MAGNUS, 91); zugleich erhält dieses Diaphragma die Oeffnungen an der Lungenoberfläche erweitert, insbesondere während der Inspiration. Demgegenüber erkennt CAMPANA (24) die Kontraktionen des Zwerchfells bei den Vögeln nur als wenig ausgiebig an; er läßt sie während der exspiratorischen Thoraxverengerung zustande kommen und so gleichsam auf der ventralen Fläche der durch den Thorax bewirkten exspiratorischen Verkleinerung der dorsalen Lungenabschnitte entgegenarbeiten, indem sie auf die ventrale Fläche der Lungen einwirken. P. BERT (11) hielt dafür, daß die Kontraktionen des „costalen" Diaphragmas die Bronchialöffnungen klaffend erhalten und überhaupt allein die Volumschwankungen der Lunge bedingen (aber er ließ vollkommen unentschieden, in welcher Atemphase diese Einwirkung zustande käme).

Nach SIEFERT (125) wird nach Zerreißung des pulmonalen Zwerchfells die Respiration nicht in erheblichem Grade beeinflußt, so daß man die eigentliche Bedeutung dieses Gebildes am richtigsten in der dauernden Offenhaltung der Ostien erblicken könnte. Eine ähnliche Ansicht hat SOUM (126) begründet, der direkt beobachtet hat, daß die in die Membran übergehenden Muskelzüge sich bei der Exspiration kontrahieren; sie sind zwar zu schwach, um durch ihren tangentiellen Zug das Lungengewebe vertikal heben zu können, aber sie sind imstande, durch Anspannung des Diaphragmas die Bronchialöffnungen und die Bronchien selbst, welche bei dem exspiratorischen Kollabieren der Lunge sich schließen und den Rückstrom der Atemluft aus den Luftsäcken hindern würden, weit klaffend zu erhalten (während der Inspiration wirken in derselben Richtung die Rippenbewegungen); s. auch bei FRANÇOIS-FRANCK (53). Unter natürlichen Bedingungen aber wird, wie SOUM glaubt, während der Inspiration durch den verminderten Druck die diaphragmatische Membran von den Luftsäcken „aspiriert" und so die Lunge dilatiert. — Nach der Rückenmarksdurchtrennung im Bereiche des 3. Dorsalwirbels oder nach bloßer Durchtrennung der Intercostal-

nerven, welche die Muskelzüge des Diaphragmas innervieren, werden die Atembewegungen regelmäßig fortgesetzt.

Das thoracoabdominale Diaphragma (vom Sympathicus innerviert) soll nach SAPPEY (118) einerseits bei der Kontraktion zur ebenen Fläche werden und die Eingeweide nach hinten drängen und so die Thoraxhöhle resp. die darin liegenden Luftsäcke etwas erweitern, andererseits soll es passiv durch die Brustbeinbewegung — welche Wirkung SAPPEY für wesentlicher hält — nach hinten bewegt werden; aber nach SOUM (126) ist dieses Gebilde von ganz untergeordneter Bedeutung für den Atemmechanismus, da es höchst spärliche Muskelbündel besitzt, die höchstens die Membran etwas anzuspannen vermögen; physiologisch lassen sie sich nicht mit den Zwerchfellwurzeln der Säugetiere vergleichen. — BAER (4) hat keine quergestreiften Muskelfasern in dieser Membran nachweisen können; auch bei tiefster Inspiration wird dieses lose zwischen Wirbelsäule und Brustbein bzw. Rippen eingefügte Gebilde nicht völlig gespannt, sondern wölbt sich vielmehr gegen die Medianebene des Körpers hin vor (Beobachtungen am lebenden Vogel nach vorsichtiger Oeffnung der Bauchhöhle); die Membran ist in ihrer Bewegung durchaus von der Füllung und Entleerung der diaphragmatischen Säcke abhängig, mit deren medialer Wand sie verschmolzen ist.

Bei der Reizung der in die Zwerchfellgebilde übergehenden Muskelzüge sah CAVALIÉ (27) Anspannung der beiden Diaphragmata, ohne sicherstellen zu können, in welche Atemphase diese Kontraktion fällt.

Nach MÜLLER (99) soll das pulmonale Diaphragma durch (bei manchen Vögeln, z. B. Kasuar, im Gegensatz zur Taube, mächtig entwickelte) Muskeln inspiratorisch wirken, indem die Membran nach unten ventral konvex wird; er scheint dies allerdings nur aus den anatomischen Verhältnissen zu folgern. Dasselbe gilt von SCHULZEs (122) Aeußerungen (wonach die Mm. costopulmonales das einem Tonnengewölbe gleichende konkave Lungenfell plan ausziehen und dadurch einen Dilatationszug auf die Lunge in dorsiventraler Richtung ausüben sollen, wobei angeblich der periodische Druck der anliegenden Luftsäcke die ursprünglich nur seichte Konkavität der ventralen Lungenfläche verstärken würde; weiter denkt SCHULZE an den M. sternipulmonalis, der zum Ostium claviculare zieht; aber die Hauptaufgabe würde auch nach SCHULZE dem negativen Drucke im Thorax während der Inspiration zukommen).

Die Durchlüftung der Lunge.

Die verhältnismäßig sehr kleine Vogellunge ist in dem dorsalen Teile der Brusthöhle befestigt, durch Bindegewebe fest mit der Brustwand verbunden. Nach Eröffnung der Brusthöhle, ja auch nach Herausnahme behält das Organ sein Volumen. Eingehende Beschreibungen der Vogellunge findet man insbesondere in den neuen Arbeiten von MÜLLER (99) und SCHULZE (122). Die dorsale Fläche der dreiseitigen Pyramide der Lunge senkt sich zwischen die Rippen ein, ihre laterale Kante verläuft ungefähr etwas ventral von den Proc. uncinati, um höchstens die Linie, welche die vertebralen und sternalen Portionen der Rippen verbindet, zu erreichen. Der in die ventrale Fläche eindringende Bronchus, in seinem Verlaufe innerhalb des Lungengewebes Mesobronchium (HUXLEY) genannt, erweitert sich am Anfange zu dem sogenannten Vestibulum, um distal in das Ostium posterius überzugehen; ein größerer Zweig führt zu dem lateral von dem letzteren liegenden Ostium intermedium posterius. Die sich abzweigenden Bronchien kann man als Entobronchien (zu dem Lungengewebe) und Ektobronchien (zu den Luftsäcken) unterscheiden (die letzteren münden an der Lungenoberfläche weiter durch das Ostium cervicale s. praebronchiale, claviculare s. subbronchiale, intermedium anterius), weiter spricht man auch von „Tracheo-

bronchi“ (Aeste des von der Trachea ausgehenden Bronchialbaumes) und „Saccobronchi“ (welche von den Luftsäcken ausgehen); man bezeichnet auch die vom Vestibulum an der medialen Seite in einer Längsreihe abgehenden 4—6 Bronchien als „Ventralbronchien“, während der Mesobronchus 6—10 Dorsalbronchien, dann Dorsilateralbronchien usw. entsendet. Von allen diesen Luftröhren sowie von ihren gröberen Aesten gehen nun die ganz anders beschaffenen, mit dickem respiratorischen Wandparenchym versehenen Parabronchien (oder Lungenpfeiffen, bronchial tubes) aus, so zahlreich, daß die Wände eine netzartige Beschaffenheit erhalten; es anastomosieren auch die Parabronchien (sogar aus verschiedenen Bronchen) vielfach untereinander. Die von dem Lumen der Parabronchien in radiärer Richtung ausstrahlenden, sehr dünnwandigen, schwach verzweigten „Bronchuli“ gehen direkt oder durch zartwandige, von Blutkapillaren umsponnene Zweige — Bronchuli respiratorii — in das respiratorische Luftkapillarsystem über. S. auch bei WINTERSTEIN in diesem Bande des Handbuches p. 224, wo aus dem geschilderten Baue der Vogellunge auf ihre Ueberlegenheit in Hinsicht des Gaswechsels geschlossen wird. Schon bei DROSIER (37) wird die Vogellunge als „der vollkommenste lokalisierte Respirationsapparat, den man sich überhaupt denken kann“, hingestellt, obwohl sie im Verhältnis zur Körpergröße klein ist: so wird bei SIEFERT (125) angegeben, daß sich ihr Gewicht zu dem des Gesamtkörpers durchschnittlich nur wie 1 : 180 verhält; MÜLLER (99) meint allerdings, daß manche Auffassung (z. B. BAERS) der Atemmechanik der Vögel dadurch beeinflußt ist, daß man sich die Vogellunge, wohl auch infolge der mangelhaften Injektionsmethoden, viel zu klein vorstellt.

SAPPEY (118) hat die von den Lungen vollführten Volumschwankungen als sehr gering bezeichnet; er vergleicht die Lunge mit einem vaskularisierten, in den zwischen der Trachea und den Luftsäcken hin und her getriebenen Luftstrom eingehängten Schwamme; aber er gibt doch wiederum zu, daß während der Inspiration die Lungen dilatiert werden (s. seine Ansicht über die Tätigkeit des Zwerchfells). Nach CAMPANAS (24) „anatomisch-induktiven“ Untersuchungen soll das Volumen der Vogellunge überhaupt konstant sein und für die Bewegung der Atemluft keine Bedeutung besitzen (s. oben). P. BERT (11) meint, daß nur die Kontraktionen des Zwerchfells Volumschwankungen der Lunge vollführen könnten. Auch bei MAGNUS (91) wird angegeben, daß die Ausdehnungsfähigkeit der Vogellunge nur beschränkt, ganz von der Beweglichkeit der hinteren Rippenabschnitte abhängig ist; einigermaßen würden die Zwerchfellmuskeln diesem ungünstigen Moment entgegenarbeiten.

SIEFERT (125) aber hebt mit großem Nachdruck hervor, daß die Lunge „in die Intercostalräume fast völlig vergraben ist“ und daß die Rippen tiefe Einkerbungen in dem Lungengewebe bilden. Die bei der Exspiration einander sich sehr beträchtlich nähernden Rippen müssen die fixierte Lunge zusammendrücken; diese Kompression kann man leicht direkt beobachten, wenn man nach möglichst breiter Eröffnung der Brustbauchhöhle die Leber beiseite schiebt, wobei zugleich die Art der Rippenbewegung sehr klar hervortritt; eine Ausdehnung oder Blähung der Lungen wie bei den Säugetieren macht sich allerdings nicht bemerkbar. Daß der Gaswechsel in den Lungen wesentlich durch Volumschwankungen der Lungen selbst bedingt wird, davon zeugt die Erfahrung, daß nach Entfernung aller Luftsäcke (also Herstellung einer Kommunikation der Ostien mit der Atmosphäre) sowie Zusammenschnürung der Trachea die durch den Ausfall der

abdominalen Exspiratoren erzeugte Dyspnoë sich keinesfalls zur Erstickung steigert.

Gleichzeitig mit SIEFERT hat SOUM (126) wichtige Ermittelungen über die uns interessierende Frage angestellt. Nach der Zerstörung der abdominalen Luftsäcke (sowie des interclaviculären) — schreibt er — kann man direkt durch die dünne diaphragmatische Membran beträchtliche Volumänderungen der Lungen sehen, indem die dunklen Felder der Bronchienöffnungen ihren Umfang rhythmisch ändern; dabei wird auf Stunden eine ausreichende Luftaspiration durch die Infundibula bewirkt (bei Einstellung des Luftstromes durch die Luftröhre). Aber auch beim normalen Tiere konnte der Autor nach Freilegung der Intercostalräume von der Dorsalseite gewaltige Lumenänderungen der dorsalen Bronchien nachweisen.

SOUM hat einerseits nach Zerstörung der meisten Luftsäcke, andererseits nach Ausschaltung derselben vermittels Ausstopfens mit kleinen Wattepfropfen nachzuweisen gesucht, daß der Vogel auch ohne die Luftsäcke durch die eigene Dilatationskraft der Lungen eine genügende Ventilation besitzt (entweder durch die Luftröhre oder auch durch eine „abdominale Trachee“: eine mit zwei in die diaphragmatischen Säcke eingeführten Aesten ausgestattete und mit der Atmosphäre kommunizierende Röhre; im letzteren Falle blieb die Taube 8 Tage am Leben).

Direkte Beobachtung und insbesondere graphische Registrierung hat gezeigt, daß der äußere Rand der Lunge sich während der Inspiration dilatiert, während die der Wirbelsäule benachbarte Partie zugleich etwas einsinkt; vielleicht, meint SOUM, darf man hierin den Grund der abweichenden Angaben SAPPEYS und CAMPANAS suchen (der erste läßt die Lungen während der Inspiration, der letztere während der Exspiration sich ausdehnen); die erwähnten dunkleren Felderchen vergrößern sich aber sowohl auf der dorsalen, als auch auf der diaphragmatischen Fläche während der Inspiration. Wenn man nach Eröffnung der Luftsäcke einige von den „orifices broncho-réceptaculaires“ verstopft und so durch vergrößerte Atembewegungen eine ausgiebige Ventilation der Trachee bewirkt hat, kann man von der letzteren aus ganz auffällige Kurven aufnehmen, indem die Erweiterung des Thorax von einer deutlichen Lungendilatation begleitet ist.

GROBER (62) sieht mit SIEFERT in der direkten dehnenden und komprimierenden Einwirkung der Rippenbewegungen auf das zwischen den Rippen fixierte Lungenparenchym die wesentliche mechanische Ursache für den Gasaustausch in den Lungen: denn das Tier erstickt alsbald, wenn man die Bewegungen der Rippen durch Fixierung des Sternums behindert oder nur erheblich beschränkt.

DUBOIS (39, 41) hat vermittels der Röntgenmethode die abwechselnde Erweiterung und Verengerung der Lungen am intakten Vogel direkt beobachten können.

Es bleibt noch VICTOROWS (141) Angabe zu verzeichnen, daß nach Eröffnung der Luftsäcke ein auf irgend ein Ostium angebrachter Wassertropfen sofort angesaugt wird: es kommen „in den Lungen selbst“, allerdings geringe, Druckschwankungen zustande.

COUVREUR (31) bemerkt in Hinsicht auf die Reptilien (s. p. 852), daß bei der peripheren Reizung des Vagus sich bei den Vögeln keine Lungenkontraktion nachweisen läßt.

Morphologische Bemerkungen betreffend den Luftsackapparat.

Schon im Mittelalter hat man die Pneumatizität der Knochen bei den Vögeln gekannt, aber erst COITER (1573) hat die Perforationen der Vogellunge beschrieben und HARVEY (1651) den Zusammenhang der Lungen mit den Luftsäcken festgestellt. Nachher haben PERRAULT (1666) und HUNTER und CAMPER (1774) unabhängig das Eindringen der Luft aus den Lungen in die Luftsäcke und Knochenhöhlen sichergestellt. CUVIER (34), SAPPEY (118), OWEN (s. SAPPEY), GUILLOT (64), MILNE-EDWARDS (96—98), HUXLEY (76), CAMPANA (24), STRASSER (128—130) u. a., in der Neuzeit ROCHÉ (116), BAER (3—5), BERTELLI (13), MÜLLER (99) und SCHULZE (122) haben wichtige Arbeiten insbesondere über den Luftsackapparat der Vögel ausgeführt.

Die Luftsäcke (Fig. 168) sind als sackartige, dünnwandige Endausstülpungen der Bronchialwände aufzufassen (das Flimmerepithel ist nur in unmittelbarer Nähe der Bronchialöffnungen vorhanden, während in den Säcken nur Pflasterepithel vorkommt); in der aus fibrillärem und elastischem Bindegewebe bestehenden Wand sind die Gefäße nur spärlich entwickelt; die Sackwand verschmilzt mit dem Peritoneum, Pericardium, Pleura, Diaphragma usw. sehr innig. Es werden fünf Paar Luftbehälter unterschieden, von sehr verschiedener Größe und Divertikelbildung; sekundär können die benachbarten symmetrischen oder auch nacheinander folgenden Luftsäcke miteinander zusammenfließen. Die Sacci cervicales (BERTELLI, MILNE-EDWARDS, SAPPEY, praebronchiales HUXLEY usw.) entspringen aus den Ostia cervicalia (praebronchialia); jederseits erstreckt sich der Sack aus der vorderen Oeffnung des Brustkorbes lateral vom Oesophagus bis in die Gegend der proximalen Halswirbel, die letzteren und die Rückenwirbel und Rippen pneumatisierend und ein elastisches Polster für die Halsorgane bildend; die beiderseitigen Behälter stellen gleichsam eine morphologische Einheit dar. Sie bilden viele Diverticula in zwei „Systemen" (Cervical-, Thoracalsystem), die sogar auch in die Wirbel und den Rückenmarkskanal sich erstrecken. Es kommt auch Kommunikation mit dem Diverticulum subscapulare des claviculären Luftsackes vor. (VICTOROW, 141, schätzt den Inhalt dieser Säcke bei der Taube auf je 1 ccm).

Die Sacci claviculares (interclaviculares BERTELLI, infrabronchiales HUXLEY etc.), ursprünglich paarig, bilden oft einen einzigen Behälter mit sehr zahlreichen Divertikeln, die zusammen einen größeren Raum vorstellen als der eigentliche Sack; von der Mitte geht das Diverticulum subcordale und oesophageotracheale aus, lateral die Diverticula costalia, subscapularia, suprahumeralia, sternalia, die teilweise extrathoracal (auch in Knochen) sich verbreiten. Nach BAER ist für die Ausbildung der letzteren Ausstülpungen das Flugvermögen maßgebend, indem bei Raubvögeln und guten Fliegern überhaupt die subpectoralen und axillaren Divertikel mächtig entwickelt und mit weiteren Ausstülpungen (zwischen alle um das Schultergelenk und den Oberarm gruppierten Muskeln und Aponeurosen) ausgestattet sind. Nach MÜLLER sind diese Luftsäcke bei Tauben, welche im Käfig gehalten werden, bedeutend geringer entwickelt als bei freilebenden Tieren. (VICTOROW findet die komplizierten Höhlen dieses Sackes insbesondere bei den Krähen und dem Bussard gut entwickelt, so daß das Herz hier von einem elastischen Luftpolster ganz umhüllt erscheint. Bei der Taube beträgt der Inhalt etwa 4 ccm).

Die Sacci praethoracales (intermedii anteriores BERTELLI, sacs diaphragmatiques SAPPEY) und postthoracales (intermedii posteriores) liegen im Thorax. Nach Eröffnung der Leibeshöhle sollen die ersteren gar nicht kollabieren, woraus zu schließen ist, daß sie auch sonst nur unbedeutend ihr Volumen ändern; die postthoracalen sollen nach der Eröffnung des Thorax nur teilweise zusammenfallen. Sie liegen zwischen dem pulmonalen und abdominalen Diaphragma sowie der äußeren Thoraxwand. Beide analoge Paare besitzen keine Divertikel. Die vorderen

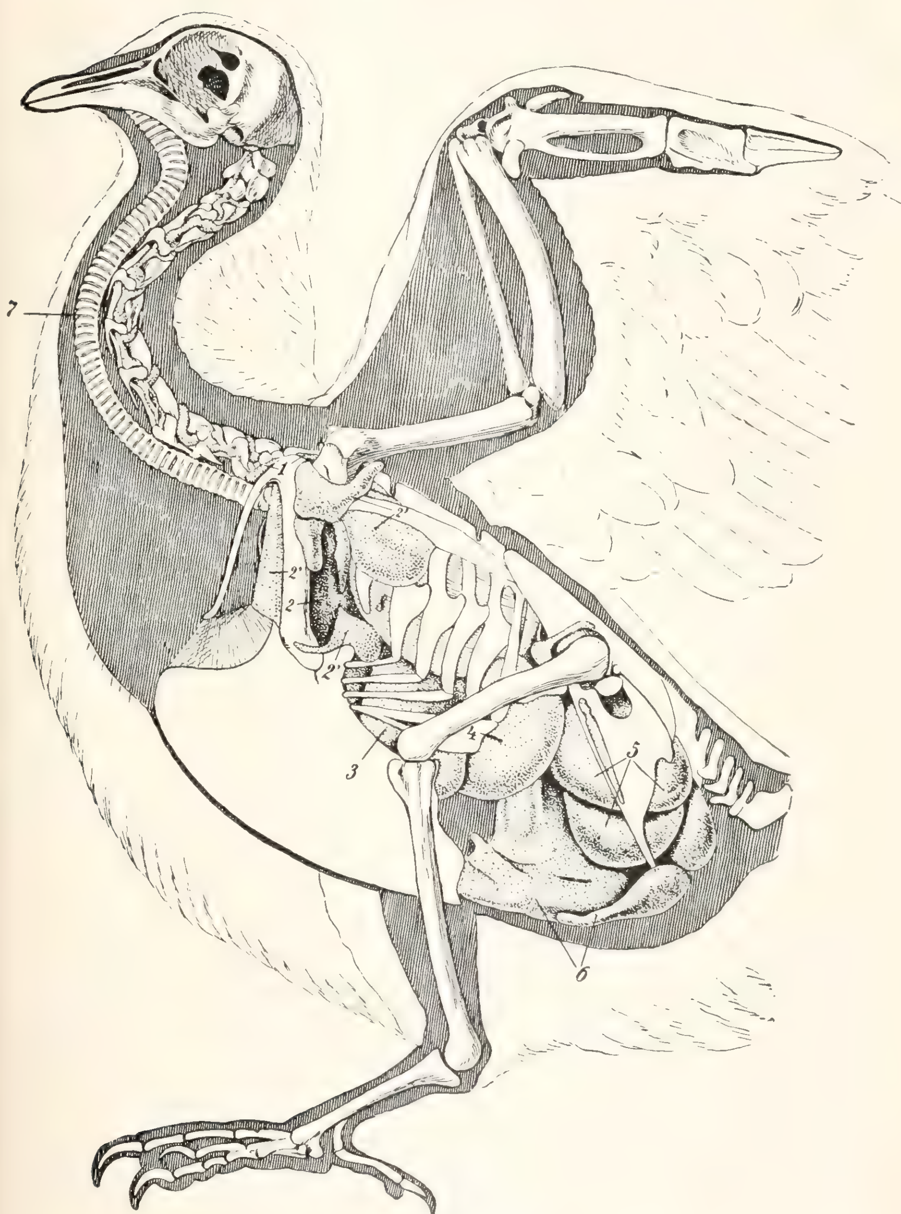


Fig. 168. Schematische Darstellung der Verteilung der Luftsäcke (nach MÜLLER, s. HESSE, 69). *1* cervikaler Sack, *2* interklavikulärer mit Divertikeln *2'*, *3* vorderer und *4* hinterer thorakaler Sack, *5* linker und *6* rechter abdominaler Sack, *7* Luftröhre, *8* Lunge.

berühren das Herz beiderseits seitlich. ROCHÉ schätzt den Inhalt der diaphragmatischen Säcke der Taube auf 3—7,5 ccm; nach VICTOROW beträgt bei der Taube (s. oben) der Inhalt der vorderen zusammen etwa 10 ccm, der hinteren etwa 3—4 ccm.

Die Sacci abdominales erstrecken sich als die größten Lufträume vom

unteren Lungenrande bis in die Beckenhöhle, viele Divertikel zwischen die Eingeweide sowie zwischen die letzteren und die Körperwand entsendend; teilweise dringen sie auch in die Knochen ein (Beckenknochen, Lumbalwirbel usw.) und liegen auch extraabdominal (Diverticula inguinalia um die Femurköpfe). Ihre Wände sind schlaff (ähnlich wie diejenigen der cervicalen und clavicularen Säcke); diese Säcke werden nur teilweise lufthaltig gefunden; nach Baer wird aber ihre Entleerung dadurch bedingt, daß man die Tiere in der Rückenlage untersucht, wobei die abdominalen Säcke durch das Gedärm komprimiert werden. (Bei gefülltem Zustande schätzt Victorow ihren Inhalt auf etwa je 15—20 ccm, bei der Exspirationsstellung annähernd auf je 6—8 ccm).

Nach Schulze fehlen der Luftsackwandung glatte Muskelfasern (sowie quergestreifte, welche Sappey dem Septum obliquum zugeschrieben hatte) völlig, aber in der Umgebung der Ostien und in diesen selbst sind z. B. bei dem Saccus praethoracalis zirkuläre Muskelzüge zu finden (s. schon bei Eberth; Müller konnte dagegen die Sphinkteren an den Ostien nicht sicherstellen). Einige Autoren ließen die Luftsäcke durch eigene Kontraktionen den Inhalt auspressen, was allerdings unmöglich ist (s. z. B. Drosiers Angabe betreffs der proximalen und distalen Luftsäcke, Guillot, Eberth, Campana).

Schulze hat weiter die rückläufigen Bronchien (Bronchi recurrentes, Saccobronchi) aufgefunden, welche nicht Aeste des von der Trachea aus sich verzweigenden Bronchialbaumes sind, sondern von Luftsäcken ausgehen und mit ihren Verästelungen in entgegengesetzter Richtung wie die Aeste des Trachealbaumes — also „rückläufig" — in das respiratorische Lungenparenchym eindringen und hier mit ihren Endästen direkt in das Netz der Parabronchien übergehen. Solche saccalen Bronchien hat Schulze bei den 4 hinteren Luftsackpaaren, wenn auch nicht überall in gleichmäßiger Ausbildung, gefunden; die hintersten treten am deutlichsten hervor und sind fast überall gut entwickelt (das Nähere s. im Orig.).

Was die vergleichend-anatomische Seite betrifft, so pflegt man die Luftsäcke der Vögel mit den sackartigen Abschnitten der Reptilienlunge, z. B. der Schlangen, zu vergleichen; Milani homologisiert sie mit den sackartig erweiterten Fortsetzungen der Bronchi bei den Chamäleonen und anderen Reptilien (es soll eine große Aehnlichkeit der Anordnung der Bronchi in den Lungen der Vögel und z. B. von Thalassochelys caretta bestehen).

In der letzten Zeit hat unter v. Lendenfelds Leitung Müller eine eingehende Bearbeitung der Luftsäcke bei der Taube unternommen. Er hat die Luftsäcke unter mäßigem Druck mit starker Formollösung gefüllt und erst die gehärteten Säcke mit Paraffin und Gelatine injiziert; durch Kombination der Ergebgebnisse an vielen Exemplaren wurde ein vollständiges Bild über die Verteilung, Größe und Form der Luftsäcke gewonnen. Die Verhältnisse der Füllung der Luftsäcke während der Atmung glaubt er auf die Weise gut festgestellt zu haben, daß er einige Tauben während der Ein-, andere während der Ausatmung erdrosselte, so rasch, daß angeblich keine Luftverschiebung stattfinden konnte.

Victorow hat durch geeignete Vorrichtungen die Luftsäcke ausgepumpt und darauf mit gefärbter Kakaobutter injiziert; außerdem hat er von der Trachea aus die verschiedenen Kommunikationen zwischen der Lunge und den Luftsäcken vermittels farbiger Lösungen sichergestellt.

Zur Herstellung von Ausgüssen der Lufträume der Vögel hat Schulze das „Woodsche Metall" (Schmelzpunkt 73° C) angewendet (zur Darstellung der mikroskopischen Endverzweigungen des luftführenden Kanalsystemes muß man allerdings gefärbte Gelatine benutzen).

Der Gesamtinhalt der untersuchten Luftsäcke der Taube wird von Victorow auf 50—60 ccm geschätzt, d. h. 18—20 Proz. des Körpervolumens (s. oben). Die Lungen sollen etwa je 7—8 ccm Luft aufnehmen (die mit Kakaobutter injizierte

Lunge wurde mit Aether im SOXHLETschen Apparat extrahiert). Da die abdominalen Säcke aber in der Norm nur wenig Luft enthalten, so läßt sich die Menge der Luft in dem ganzen System auf etwa 24—26 ccm (= 6—8,5 Proz. des Körpervolumens) berechnen; bei verstärkter Atmung wird diese Menge vergrößert, größtenteils durch die sehr ausdehnbaren abdominalen Behälter. Bei 45—50 Atmungen in 9 Minuten werden im Mittel etwa je 5—6 ccm Luft inspiriert. — Nach ULRICH (137) besitzt *Diomedea* ähnlich wie die Schwimmvögel weit größere vordere als hintere diaphragmatische Säcke: solche und viele andere Angaben über die Unterschiede in dem Ausbildungsgrade der einzelnen Luftsäcke sind bisher funktionell nicht gedeutet worden.

Es empfiehlt sich, mit MÜLLER die eigentlichen Luftsäcke von ihren Ausstülpungen zu unterscheiden und die letzteren als Divertikel zu bezeichnen (also z. B. das subscapuläre, axilläre Diverticulum usw.); die Säcke sind Erweiterungen der Bronchialäste, die Divertikel nur Anhänge der Säcke. (Nebstdem hat GADOW, 58, noch seltene Erweiterungen der sekundären Bronchien bei Enten und Emu beschrieben, die respiratorisch wohl bedeutungslos sind.)

Diese Ausstülpungen der Luftsäcke dringen auch in die benachbarten, ja sogar entfernteren Knochen ein, und bei manchen Vögeln erstrecken sie sich sogar unter die Haut, um subkutane Lufträume zu bilden.

Die Pneumatisation der Knochen erscheint in der Ontogenese verhältnismäßig spät und erreicht bei den verschiedenen Gruppen der Vögel sehr verschiedene Ausbildung. Insbesondere werden Sternum, Coracoid, Wirbel (und auch der Wirbelkanal), Humerus, Becken, auch oft Femur, Scapula, Furcula usw. pneumatisch, bei einigen Vögeln die sämtlichen Knochen der Extremitäten (bei *Palamedea* und *Buceros* werden sogar die Phalangen der Finger und Zehen pneumatisch, ebenso sind die großen Vulturiden und andere Vögel äußerst lufthaltig, während bei *Spheniscus demersa* (JACQUEMIN), bei *Aptenodytes* (OWEN) unter den Pinguinen überhaupt keine Pneumatisierung vorhanden ist); im allgemeinen kommt die bedeutendste Pneumatizität bei den großen gutfliegenden Vögeln vor (Pelikanen, Schwänen, Albatrossen; s. bei STRASSER, BAER. MILNE-EDWARDS und BAER erwähnen, daß MÉRY (1672) bei den Palmipeden Luft zwischen der Haut und den Extremitäten gefunden hat, ebenso HUNTER (1772), SCHNEIDER (1804), OWEN (1835) und VERREAUX (1863), während SAPPEY (118) und NATALIS GUILLOT (64) behaupten, daß die Luft niemals zwischen den Muskeln und unter der Haut zu finden ist. MILNE-EDWARDS selbst hat an Pelikanen deutliche Krepitation bei Druck auf die Haut in verschiedenen Körpergebieten gefühlt und nach Aufschneiden unter Wasser Luftbläschen aus dem Unterhautgewebe aufsteigen sehen; bei Aufblähung der Lungen wurden viele entleert. Auch an den Enden der Flügel und den Fingern wurde Luft in den Maschen des Unterhautgewebes nachgewiesen; er konnte bei vollständiger Aufblähung eines Pelikans von der Trachea aus den Hautwunden 6 Liter Luft sammeln, wobei noch in der Haut und in den Lungen und Knochen ein Luftvorrat übrig blieb. Damit bringt der Autor in Zusammenhang, daß der Pelikan (Albatros usw.) auf der Wasseroberfläche schlafen kann (nach Aufblähung wurde ein 4,15 kg wiegender Pelikan nicht einmal durch 10,5 kg Belastung untergetaucht). Er berichtet demgegenüber, daß bei *Tantalus*, wo im Unterhautgewebe keine Luft vorkommt, bei einem 1,8 kg schweren Tier schon durch 1,7 kg Untertauchen bewirkt wurde usw. — Eine ähnliche Luftverteilung in der Haut wie beim Pelikan kommt auch nach OWEN bei „le fou de Bassan“ und, was nach JACQUEMIN und LINNÉs Bemerkung der Autor nachweisen konnte, auch bei „kamichi du Paraguay“ vor, aber es fehlen da die großen Luftsäcke zwischen der Haut und den Muskeln. P. BERT (11) und MILNE-EDWARDS (98) haben später ähnliche Verhältnisse beim Marabu, Kranich, *Diomedea* u. a. gefunden (BOULART, ROCHÉ, BIGNON usw.); bei *Calao Rhinoceros* sind alle Knochen ohne Ausnahme

mit Luft gefüllt, und alle großen Federn befinden sich im Grunde in Luft, die selbst die Füße bis in die äußersten Spitzen durchdringt.

Die respiratorische Bedeutung des Luftsackapparates.

Die funktionelle Bedeutung der Luftsäcke ist schon seit langem ein viel erörtertes Problem, und auch heutzutage scheinen die Akten darüber noch durchaus nicht geschlossen zu sein. Jedenfalls muß man ihnen neben ihrer Bedeutung für den respiratorischen Mechanismus noch andere physiologische Funktionen zuerkennen.

Ueber die direkte Atemtätigkeit der Luftsäcke s. schon in dies. Handbuch bei Winterstein p. 226; Harvey (1651), Cuvier, Owen, Jacquemin, Meckel, Milne-Edwards, Pagenstecher, Magnus (der letztere hat sogar als Hauptzweck der Lungen angegeben, die mit einer großen gaswechselverrichtenden Oberfläche ausgestatteten Luftsäcke zu füllen) u. a. sprachen dafür, aber Sappey, Drosier, Strasser, Baer u. a. dagegen, da keine entsprechende Vaskularisation usw. vorhanden ist. Die Knochenhöhlen aber, wo dichtere Kapillarnetze vorkommen, werden wiederum nicht entsprechend ventiliert (Baers Versuche mit Anbohrung des Oberarmes der Taube betreffen nur die Druckschwankungen in den Knochenausstülpungen der Luftsäcke, aber beweisen gar nicht, daß „auch die entferntesten Hohlräume der pneumatischen Knochen ausgezeichnet ventiliert werden"; s. auch bei Winterstein in dies. Handbuch p. 228; über die Möglichkeit des Gaswechsels zwischen den benachbarten Organen und dem Inhalte der Säcke durch die dünnen Sackwände s. z. B. bei Cuvier, Owen u. a., ja noch später z. B. bei Nuhn (102) usw., s. dieses Handbuch, p. 226).

Indirekt sind die Luftsäcke, allerdings die einzelnen in verschiedem Maße, von Bedeutung für den Gaswechsel, indem sie die Ventilation der Lungen fördern. Ueber die Art, wie dies zustande kommt, wurden aber sehr mannigfaltige Ansichten ausgesprochen, bis die neueren experimentellen Untersuchungen auch in dieser Hinsicht die Verhältnisse klargelegt haben.

Nach Harvey, der schon über die Unterstützung der Lungenventilation durch die Luftsäcke sprach, hat Perrault eine bis in die Neuzeit geltende Theorie des betreffenden Mechanismus aufgestellt, welche den intrathoracalen und extrathoracalen, resp. abdominalen Luftsäcken eine antagonistische Tätigkeit zuschrieb.

Während der durch Kontraktion der Atemmuskeln bewirkten Erweiterung des Brustkorbes soll die Luft in die gleichzeitig sich erweiternden Thoraxsäcke durch die Lungen eingesogen werden, und zwar nicht nur aus der Luftröhre, sondern auch aus den gleichzeitig einsinkenden Bauchluftsäcken; während der nachfolgenden exspiratorischen Verkleinerung des Brustraumes soll die Atemluft nicht nur in die Luftröhre, sondern auch in die Bauchsäcke eingetrieben werden, die deshalb gleichzeitig anschwellen. Nach den später erfolgten Beobachtungen in der Akademie (Histoire de l'Acad. d. Sc., 1689) zieht sich bei der inspiratorischen Thoraxdilatation der Bauch ein, um sich bei der Exspiration emporzuheben, und nach Eröffnung der Bauchhöhle läßt sich die Füllung der Bauchsäcke mit Luft bei der Exspiration direkt verfolgen. Girardi (1784) berichtet ebenfalls über den Antagonismus der Exkursionen des Thorax und des Bauches. Diese Ansicht wurde später insbesondere von Sappey (118) eingehend gestützt, wobei der hauptsächliche Anteil an der Lungendurchlüftung den intrathoracalen Säcken zuerkannt wurde; das Zusammenfallen der cervicalen, interclavicularen und abdominalen Behälter bei der Inspiration wurde

darauf zurückgeführt, daß ihr Inhalt zugleich mit der Lungenluft von den intrathoracalen Säcken aspiriert wird; es werden zwar auch die Lungenräume dilatiert, aber in Anbetracht ihrer (6—8mal) geringeren Kapazität im Vergleiche mit derjenigen der mittleren Luftsäcke müssen sie ihren Inhalt sowie den größten Teil der weiter aspirierten Luft den letzteren überlassen — es handelt sich da nicht nur um den Luftstrom aus der Trachea, sondern auch aus den proximalen und distalen Luftsäcken. Umgekehrt werden die beiderlei letzteren bei der Exspiration gefüllt. Diese Ansicht stützt SAPPEY durch Beobachtungen am eröffneten Thorax einerseits, sowie an entblößten vorderen und hinteren Luftsäcken andererseits (sowie durch Manometerversuche, s. weiter). CAMPANA (24), COLIN (29) und auch andere Forscher haben sich dieser Auffassung angeschlossen (CAMPANA hat außerdem noch über aktive Auspressung der Luft aus den Luftsäcken gesprochen, s. auch DROSIER, 37); P. BERT (11) hat die entgegengerichteten Oszillationen des transversalen Brustdurchmessers und der Bauchgegend graphisch aufgenommen; auch SIEFERT (125) berichtet darüber im gleichen Sinne (und beruft sich auch auf die Druckschwankungen in den einzelnen Luftsäcken bei verschlossener Luftröhre), aber er legt weder dem Antagonismus der Luftsäcke noch den letzteren überhaupt irgendwelche größere Bedeutung für die Respiration bei (s. weiter); er findet weiter, daß sich die thoracalen Luftsäcke in keiner Hinsicht — in bezug auf die Druckverhältnisse — mit den Säugetierlungen vergleichen lassen.

Schon WINTERSTEIN hat in diesem Teile des Handbuches, p. 227, SAPPEYs Gasanalysen des Inhaltes der Luftsäcke berührt. Der Autor führt auf Grund seiner Antagonismushypothese aus, daß die „aspiratorischen" (= mittleren) Säcke sich mit größtenteils frischer, dagegen die terminalen mit teilweise „respirierter" Luft füllen: er hat in den proximalen Säcken 16 resp. 17 Proz. O_2 und 4 resp. 5 Proz. CO_2 gefunden (ALLEN und PÉPYS sollen 1829 in der durch die Nasenlöcher exspirierten Luft 15 Proz O_2 und 6 Proz. CO_2 festgestellt haben, allerdings unter anscheinend etwas abnormen Bedingungen). Siehe über die von SOUM (126) ausgeführten Analysen p. 227. Man müßte die ganze Frage erst durch genaue Experimente in Angriff nehmen.

Von den älteren Autoren ist aber schon FULD (57), allerdings bloß auf Grund der anatomischen Verhältnisse, zu dem abweichenden Schlusse gelangt, daß sich Thorax und Abdomen synchron erweitern und verengern, so daß die Luft in die Lungen und alle Luftsäcke zugleich ein- und ausströmt. [Gegen seine Ansicht hat sich SAPPEY (118) auf Grund physiologischer Beobachtungen schroff gewendet; und doch war FULD dem wirklichen Sachverhalte näher.] PAGENSTECHER (104) gibt die Möglichkeit zu, daß die Luftsäcke, „sofern sie unter Einwirkung eigener Muskulatur stehen", sich gleichzeitig mit den Lungen entleeren können. Auch ROCHÉS (116) Hinweis auf die Unmöglichkeit einer strengen Unterscheidung zwischen den intra- und extrathoracal liegenden Luftsäcken ist in dieser Hinsicht wichtig (worüber auch bei BAER, 4, und SOUM, 126, einzusehen ist): bei den meisten Vögeln reichen die hinteren diaphragmatischen Luftsäcke bis in die Beckengegend, umgekehrt aber der Anfangsteil der Bauchsäcke in das Bereich der meistbewegten Rippen und des Brustbeines; bei breit geöffnetem Abdomen (SOUM) sieht man deutlich, daß die Inspiration mit einer Erweiterung der Bauchsäcke einhergeht, was allerdings unter den normalen Lageverhältnissen wegen der Berührung mit den Eingeweiden in geringerem Maße zustande kommt; es liegt weiter ein großer Abschnitt des interclaviculären Sackes im ausgiebig beweglichen Teile der Brusthöhle und folgt den Verschiebungen der Brust-

wände (infolge seiner Verwachsung) und der Coracoide; dies gilt teilweise auch für die cervicalen Luftsäcke. Außerdem bestehen bei manchen Vögeln direkte Kommunikationen zwischen den Luftsäcken, für welche eine antagonistische Tätigkeit angegeben wird (Campana, 24, Roché u. a.).

Baer bemerkt, daß die exspiratorisch wirkenden Bauchmuskeln von vornherein eine exspiratorische Erweiterung der abdominalen Luftsäcke unwahrscheinlich machen. Nach Soum läßt sich der äußerlich zum Vorschein kommende Antagonismus der „intra- und extrathoracalen“ Luftsäcke auf die Weise erklären, daß in der Rückenlage (mit fixierten sämtlichen Extremitäten, wie es bei den Untersuchungen von Perrault, P. Bert und Sappey der Fall war) der Atemmechanismus gestört wird, indem die Eingeweidemasse auf die hinteren Luftsäcke drückt, die Leber, infolge der inspiratorischen Aspiration der diaphragmatischen Behälter nach vorn gezogen, eine Depression der Bauchwand bedingt und vielleicht auch die Kommunikation der abdominalen Säcke mit den Lungen hindert usw., während proximal das Gewicht des Herzens ähnlich die Verbindung des interclavicularen und besonders des vorderen diaphragmatischen Luftsackes abschneidet, so daß der intrathoracale Abschnitt des ersteren die Luft von dem extrathoracalen aufsaugt usw.; durch Messung und Registrierung des Atemvolumens will Soum in der künstlichen Rückenlage die Behinderung der Füllung der diaphragmatischen Behälter durch die vorderen und hinteren Luftsäcke bewiesen haben. Bei aufrecht gehaltenem Vogel wird ein über jeden Zweifel erhabener „Synagonismus“ beobachtet (Fig. 169). [Dies soll auch schon Colin (Ausgabe 1888)

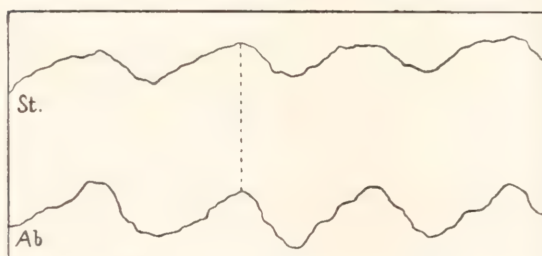


Fig. 169. Atembewegungen des Brustbeins *St* und des Bauches *Ab* gleichzeitig registriert. (nach Soum, 126). Das Tier (Huhn) steht aufrecht.

erwähnt haben.] — Bei eingehender Betrachtung sieht man zwar, daß die oberen lateralen Partien des Abdomens während der Inspiration etwas einsinken, doch betrifft dies eigentlich mehr die hinteren diaphragmatischen Luftsäcke, im ganzen aber liegt allgemein eine Aspirationswirkung vor. Nach Eröffnung der diaphragmatischen und des interclaviculären Luftsackes und Verstopfung der Lungenkommunikation zeigt der abdominale Behälter Dilatationswirkungen, die völlig denjenigen des Thorax entsprechen; auch der intrathoracale Abschnitt des interclavicularen Luftsackes wird mit dem Thorax zugleich dilatiert und komprimiert.

Sowohl Soum als auch Baer heben weiter das Mißverhältnis in der Größe der diaphragmatischen und der „extrathoracalen“ Luftsäcke hervor (z. B. nach Roché bei der Taube 3—7,5 ccm gegenüber 53 ccm, s. auch oben), erheben weiter auch vom chemischen Standpunkte aus berechtigte Bedenken gegen die Antagonismustheorie

(da infolge der exspiratorischen Füllung der extrathoracalen Luftsäcke ein gewisses Luftquantum ständig zwischen Lungen und intrathoracalen Säcken einerseits und den extrathoracalen andererseits hin und her geschoben würde).

Sappey wollte weiter in folgender Versuchsanordnung die Bestätigung seiner Antagonismustheorie erblicken: während das in die thoracalen Säcke eingeführte Manometer während der Respiration kaum sichtbare Schwankungen aufweist (angeblich infolge der raschen Ausgleichung der Luftverdünnung durch die durch die Luftröhre hereinstürzenden Luft), wird am interclavicularen Luftsack bei der Inspiration eine starke Aspiration des Quecksilbers beobachtet, angeblich infolge der Einsaugung seines Inhaltes in die Lungen und die diaphragmatischen Säcke; während der Exspiration bewegt sich die Quecksilbersäule in umgekehrter Richtung. Aehnlich hat P. Bert seine Beobachtung gedeutet, daß während der Thoraxerweiterung Luft in den geöffneten Humerus eindringt und während der Kontraktion hervorströmt. Mit Recht hat Soum hervorgehoben, daß dieses Verhalten nur eine Druckabnahme beweist. Baer hat (bei Krähen) an gleichzeitig in einen extra- und einen intrathoracalen Sack eingeführten Manometern (mit gefärbtem Aether gefüllt) sowie mittels graphischer Methode synchrone und gleichgerichtete Schwankungen beobachtet: Drucksenkung im Verlaufe der Inspiration, Drucksteigerung im Verlaufe der Exspiration. Daß die inspiratorische Drucksenkung bei dem intraclavicularen und vorderen diaphragmatischen Sacke der Füllungsphase entspricht, ist nach den betreffenden anatomischen Verhältnissen höchstwahrscheinlich, aber es bleibt dies von demselben Standpunkte aus fraglich für die hinteren diaphragmatischen und die abdominalen Säcke; erst Baers Versuch, in welchem die Druckverhältnisse der freien Bauchhöhle untersucht wurden, hat ergeben, daß während des inspiratorischen Einsinkens der Bauchwand der Druck in der Bauchhöhle sich verringert und die letztere sich vergrößert, d. h. daß die abdominalen Luftsäcke sich ähnlich den übrigen verhalten. Victorow (141) hat Kanülen in die Luftsäcke eingestochen, für den Herzluftsack aber seine Verbindung mit der Humerushöhle (bei Krähen) zur Registrierung verwendet. Die Füllung und Entleerung aller Luftsäcke geschah synchron mit den Phasen der Atemakte: die Druckschwankungen in den Luftsäcken entsprechen vollkommen den Druckschwankungen in der Trachea (Soums Arbeit kennt Victorow nicht).

Baer vergleicht die Erscheinungen am Bauche mit denjenigen am Blasebalge, dessen Leder ebenfalls einsinkt, während der Hohlraum des Blasebalges sich vergrößert usw.; mit der exspiratorischen Hervordrängung der Bauchwand steht die Kontraktion der Bauchmuskulatur ebenfalls nicht im Widerspruche, denn nur die mediale Partie wird vorgewölbt. Nach Beseitigung der Bauchwand folgen nur die der Thoraxwand anhaftenden Luftsäcke den Bewegungen des Thorax, und so wird bei der Inspiration die Luft aus den schon unter dem äußeren Luftdruck zusammenfallenden abdominalen Säcken eingesaugt.

Soums Arbeit (126) enthält als weitere Stütze der Ansicht über den Synagonismus der sämtlichen Luftsäcke die Beobachtung, daß nach Zerstörung der proximalen und distalen Behälter die Atemventilation entsprechend abgeschwächt wird, während nach der Theorie

des Antagonismus der Verlust der Füllung von den terminalen Luftsäcken aus durch stärkere Luftaufnahme gedeckt werden sollte. (Die Bedeutung des interclavicularen Behälters soll weit geringer sein, sein Inhalt wird zwischen seinem intra- und extrathoracalen Abschnitte in den beiden Phasen des Atemaktes in umgekehrter Richtung verschoben; über seine Aufgabe während des Fluges s. p. 912.) — Für den Synagonismus spricht weiter das Ergebnis, daß nach der Entfernung der mittleren Luftsäcke die Ventilation nur um etwa 0,3 des normalen Betrages verringert wird. — Was den Ventilationsbetrag betrifft, so stellt SOUM folgende Reihe auf: die größte Bedeutung besitzen die intrathoracalen Luftsäcke, obwohl sie verhältnismäßig klein sind, dann folgen die abdominalen Säcke, der interclaviculare, endlich die Lungen selbst; die cervicalen kann man vernachläßigen.

Auch vergleichende Untersuchungen sprechen gegen die Theorie des Antagonismus: SOUM führt OWENS Angabe an, daß die abdominalen Luftsäcke des *Apteryx* unbedeutend entwickelt sind, ohne daß die Atmung minder lebhaft wäre.

FRANÇOIS-FRANCK (52—54) hat, ohne SOUMS Ergebnisse gekannt zu haben (s. DUBOIS, 40, und FRANÇOIS-FRANCK, 55), mittels graphischer und photographischer (kinematographischer) Methode Untersuchungen angestellt, indem einerseits die Druckänderungen in den sämtlichen Luftsäcken der Taube (vermittelst besonderer in die durch Einblasen etwas erweiterten Lufträume eingeführter Troicarts), sowie in den Lungen und in der Trachea registriert, andererseits gleichzeitig die Rippen- und Brustbeinbewegungen, sowie die Senkungen und Rückverschiebungen des Schambeines und die Bauchbewegungen verzeichnet wurden, welche Untersuchungen noch durch Photographien der verschiedenen Stellungen der Brust- und Bauchregion vervollständigt wurden. Es war über jeden Zweifel erhaben, daß bei jeder Inspiration der Druck in der Luftröhre, in den Lungen, sowie in den sämtlichen Luftsäcken sinkt, demgegenüber bei der Exspiration ansteigt, so daß gar kein Antagonismus zwischen den intrathoracalen und extrathoracalen Luftsäcken besteht. Diese Annahme wurde nach des Autors Ansicht zuerst eigentlich theoretisch konzipiert, indem man die Atembewegungen bei Vögeln nach Art der Verhältnisse bei den Säugetieren zu erklären bemüht war; die äußeren Untersuchungsmethoden konnten aber keinesfalls über die inneren Druckschwankungen genau unterrichten. — DUBOIS (39) konnte vermittels der radiologischen Methode übrigens schon 1898 gleichzeitige und gleichsinnige Volumenverschiebungen der Luftsäcke direkt verfolgen.

Ueber die Förderung des Gaswechsels in der Vogellunge durch die Luftsäcke ist man erst in der Neuzeit auf Grund der fortgeschrittenen morphologischen und experimentellen Untersuchungen zu berechtigteren Schlüssen gelangt.

COLAS (28) hat auf Grund seiner Studien über die Struktur der Lungen die Vorstellung entwickelt, daß der Respirationsapparat der Vögel sich mit einer Röhre (Trachea, Bronchien) vergleichen läßt, die an einem Ende offen ist, mit dem anderen in eine Blase (die Luftsäcke) führt, und in deren Lumen eine schwammige Masse (die Lungen) eingefügt ist, welche bei der Inspiration und Exspiration von der Luft passiert wird (s. BAER, 4); dieser Vergleich wurde auch von CUVIER, 34, P. BERT, 11 (der einen Demonstrationsapparat in diesem Sinne konstruiert hatte), CAMPANA, 24 u. a. übernommen, im Zusammenhange mit der Lehre vom Antagonis-

mus der extra- und intrathoracalen Luftsäcke (DROSIER, 37, usw.), und unter Vernachlässigung der eigenen Volumschwankungen der Lungen (s. p. 896); SAPPEY (118) hat dabei gemeint, daß die Hämatose nur während der Inspiration vollzogen wird (diesen Schluß hat er darauf gestützt, daß während der Exspiration kein respiratorisches Geräusch zu hören ist) und die Lungen kollabieren, so daß ihr heraustretender Luftinhalt das Eindringen der Luft aus den „mittleren" Luftsäcken in sie verhindert; den Luftsäcken überhaupt hat er keine große Bedeutung für die Respiration zugeschrieben. CAMPANA wiederum ließ bei der Inspiration die sämtliche Luft aus der Trachea in die (thoracalen) Säcke eindringen und das Lungenparenchym während der Exspiration aus den Luftsäcken durchlüften; da aber während der Inspiration die extrathoracalen Luftsäcke (wenigstens teilweise) in das Lungenparenchym sich entleeren sollen, so wird auch in dieser Atemphase der Gasaustausch fortgesetzt.

BAER (4, 5) hat nach der Widerlegung der Antagonismustheorie und Anerkennung der, wenn auch kleinen, Volumänderungen der Lungen die Ansicht aufgestellt, daß in den beiden Phasen des Atemaktes das Lungenparenchym sehr ausgiebig durchlüftet wird, indem bei der Inspiration die Außenluft nicht nur durch die weiten Bronchien auf dem kürzesten Wege in die Luftsäcke aspiriert, sondern auch infolge der (durch die PERRAULTschen Lungenmuskeln bewirkten) Lungenausdehnung in das Lungenparenchym eingesaugt wird; bei der Exspiration aber wird der Inhalt der Luftsäcke nicht direkt durch die Bronchialöffnungen ausgestoßen, sondern gelangt, da er plötzlich in viel engere Bahnen eingezwängt wird, auch in das Lungenparenchym hinein, von wo er zugleich die ausgenutzte Luft wegfegt. LENDENFELDS (84, 85) anatomische Einwände gegen BAERS Ansicht, daß auch bei der Ausatmung große Mengen sauerstoffreicher Luft an den Lungenkapillaren vorbeijagen, sind nach BAER unberechtigt: der Inhalt der Luftsäcke wird in den Hauptbronchus eingepreßt, der siebartig von zahlreichen weiten — nicht, wie LENDENFELD meint, engen — Bronchialabzweigungen durchlöchert ist; das Eindringen der unter Druck stehenden Luft ist um so leichter, da die Alveolarräume und Lungenpfeifen benachbarter Lungenteile häufig kommunizieren.

Unabhängig von BAER drückt sich auch SIEFERT (125) in gleichem Sinne aus, daß eine Hin- und Herbewegung der Luft durch die weiten Bronchien an sich nur wenig geeignet sein könnte, ohne das Hinzukommen einer ansaugenden Wirkung des Lungenparenchyms selbst, das letztere ausgiebig zu ventilieren (bläst man in die Trachea, so füllen sich die Luftsäcke an, während die Lungen sich nur unbedeutend ausdehnen, s. auch schon über die Injektionen bei CAMPANA); es bestehen hier ungefähr ähnliche Verhältnisse, wie bei der Durchleitung der Luft durch die künstlich durchlöcherte Säugetierlunge. Er macht aber auf die Wirkung der Rippenbewegungen auf das Lungenparenchym aufmerksam (s. p. 896) und findet so, daß bei den Vögeln die Lunge als Ganzes komprimiert, sozusagen „ausgedrückt" wird, worin die Möglichkeit einer noch vollkommeneren Durchlüftung gegeben zu sein scheint als bei den Säugetieren (wo der gaswechselverrichtende Abschnitt des Atemapparates verhältnismäßig weit entfernt ist von jenem Teile der Luftwege, in welchem der direkte mechaniche Gasaustausch stattfindet). Die nach Eröffnung der thorakalen und abdominalen Säcke (und Zerreißung des Zwerchfells) er-

folgende Dyspnoë erklärt er durch die Durchtrennung der wichtigsten Exspiratoren und die bei der Operation nötige Fixierung des Brustbeines, wodurch die Rippenbewegungen stark beeinträchtigt werden.

Während Siefert (125) aus dem Umstande, daß nach Zerstörung sämtlicher erreichbarer Luftsäcke und des Zwerchfells die Atmung weiter besteht, schließt, daß diese Einrichtungen unnötig sind für die Unterhaltung des Luftwechsels in den Lungen, bemerkt Baer, daß er nach der Zerstörung der erreichbaren Luftsäcke so hochgradige Atemnot, ja Erstickungsgefahr beobachtet hatte, daß er die Luftsäcke für unentbehrlich auch für die normale Atmung hält (ganz besonders allerdings für den Atemmechanismus während des Fluges); es ist diese Dyspnoë nicht, wie Siefert meint, eine Folge des Ausfalls der abdominalen Exspirationsmuskeln, denn schon die bloße Eröffnung eines Luftsackes bei Intaktheit der Bauchdecke oder die Anbohrung eines lufthaltigen Extremitätenknochens steigert wesentlich die Zahl und Tiefe der Atemzüge.

Soum (118) meint, daß weder die aspirierte, noch die entleerte Luft in das Lungenparenchym eindringe, sondern sich nur in den großen zahlreichen Bronchien verschiebe, und daß aus diesen Luftströmen das durch die Rippen gedehnte Lungenparenchym die Atemluft schöpfe. Die Luftsäcke sorgen nur für ausgiebige Lufterneuerung in den Bronchien (und höchstens in dem unmittelbar anliegenden Parenchym). Nach Ausschaltung derselben müssen die Lungen selbst die ganze Arbeit verrichten, woraus die stark angestrengten Atemakte resultieren (nur durch wiederholte fortschreitende Entfernung der einzelnen Luftsäcke, also Operationen in mehreren Sitzungen kann der Vogel auf längere Zeit am Leben erhalten werden). —

Der oben angeführte Vergleich des Respirationsapparates der Vögel mit einer Röhre, die an einem Ende in eine Blase führt und in deren Lumen die Lunge als schwammige Masse eingefügt ist, die sowohl bei der Inspiration wie bei der Exspiration von der Luft durchsetzt wird, scheint nach Grober (62) dahin berichtigt werden zu müssen, daß man sich die die Lungen vorstellende Substanz als die Röhrenwand von außen umgebend und mit dem Lumen durch eine größere Anzahl von Oeffnungen kommunizierend denken müßte. Es ist aber nach ihm nicht einzusehen, wie unter solchen Umständen eine wirkliche Durchlüftung der feinsten Lufträume erfolgen sollte, da sich der Luftstrom fast ohne jeden Widerstand in die mächtigen extrapulmonalen Lufträume zu ergießen Gelegenheit hat, während die Lungen nur ganz beschränkter Volumänderungen fähig sind. Baer scheint also nicht mit Recht zu behaupten, daß bei der Inspiration sowie bei der Exspiration das Lungenparenchym von der Atemluft passiert wird; da auch nach Eröffnung der Thoraco-abdominalhöhle und der erreichbaren Luftsäcke, ja sogar auch des pulmonalen Zwerchfells eine zum Leben ausreichende Lungenventilation bestehen kann (Siefert), wobei die Dyspnoë nicht einmal so hochgradig zu sein braucht, wie nach doppelseitiger Vagotomie (s. aber Baers Experimente), so schließt sich Grober Sieferts Meinung an, daß die Rippenbewegungen von wesentlicher Bedeutung für die Durchlüftung des Lungenparenchyms sind (s. auch schon oben bei Besprechung der Volumänderungen der Lungen). Weiter würde nach Grober geschlossen werden müssen, daß die von Baer hervorgehobene Auf-

gabe der Luftsäcke, beständig große Mengen Luft an dem Lungenblut vorbeizujagen, wenigstens beim ruhenden Vogel nicht besteht (s. aber die Verhältnisse beim Fluge).

Da nun jede, vollkommen gleichmäßige Bewegung der Luft durch die Lungen unabhängig von der Richtung des Stromes (und der Integrität der Luftsäcke) sofort eine ausgiebige „Hämatose“ bedingt (die bläulichrote Schleimhaut in der Umgebung der Glottis und der Zunge wird hellrot!) und einen unter Umständen sehr lange anhaltenden Atemstillstand herbeiführt (auch bei völliger Ruhe der Rippenbewegungen), während sich kaum an eine direkte Durchlüftung des respiratorischen Parenchyms denken läßt, so wird man nach Grober zu der Vorstellung gedrängt, daß der respiratorische Gasaustausch in diesem Falle der Hauptsache nach auf dem Wege der Diffusion erfolgt, wobei die fortwährende Lufterneuerung in der Lunge von ausschlaggebender Bedeutung ist (s. auch über die Folgen der Behinderung der Rippenbewegungen); es kommen hier die Luftsäcke als große Luftreservoire sowohl bei der Inspiration als auch bei der Exspiration in Betracht: während beider Phasen der Atmung wird die Arterialisation des Lungenblutes gefördert. — Grobers Ansicht über die der Hauptsache nach apnoische Atemeinstellung während des kontinuierlichen Durchlüftungsstromes wird noch weiter besprochen werden. Es scheint uns aber, daß sowohl Grober, als auch manche anderen Forscher, die ohne Zweifel während des Ventilationsstromes durch die groben Luftwege zustande kommende Aspirationswirkung auf den Inhalt der in die letzteren mündenden feineren Lufträume des Lungenparenchyms vernachlässigt haben, welche Wirkung neben derjenigen der Diffusion, sowie der durch die Rippen bedingten Volumänderungen der Lungen ins Gewicht fällt.

Müllers (99) Darstellung der respiratorischen Aufgabe der Luftsäcke geht dahin, daß sie einerseits die Volumänderungen der Lungen fördern, andererseits große Luftmassen in Bewegung setzen und auf diese Weise den Nachteil des schädlichen Raumes der Luftwege (speziell der Trachea) beseitigen. Was den ersten Punkt betrifft, so meint er, daß die bei der Inspiration stattfindende Luftverdünnung in den thoracalen Luftsäcken wegen der Enge der Ostien nur allmählich ausgeglichen wird (deswegen sinkt die Bauchwand zuerst etwas ein), aus welchem Grunde die ventrale Lungenfläche „aspiriert“ werden soll (außerdem sollen die Perraultschen Muskeln die Lungen dehnen, s. p. 894); umgekehrt übt die exspiratorische Thoraxsenkung eine pressorische Wirkung auf die Lungen aus, ebenfalls vermittels der thoracalen Luftsäcke. Nach Eröffnung des Thorax werden also die Lungenbewegungen stark beeinträchtigt, und deswegen wurden sie unterschätzt. — Aber eine größere (p. 398 sogar alleinige) respiratorische Bedeutung der Luftsäcke sieht Müller in folgenden Umständen: die im Verhältnis zu den Lungen geräumige Trachea bedingt, daß die Lungenluft nur ungenügend ausgewechselt würde, aber dieser Gefahr wird vorgebeugt, indem die aus den Luftsäcken ausgepreßte Luft (mit der exspirierten Alveolenluft) den Inhalt der Luftröhre gründlich nach außen entleert, worauf sie von außen durch neuen Luftvorrat ersetzt wird. (Die Länge der Luftröhre erfordert, um die Reibungswiderstände zu erniedrigen, die erwähnte Weite des Luftweges, und so soll die andere Ziele verfolgende Längsentwicklung des Halses bei den

Sauropsiden die Ausbildung des Systems der Luftsäcke nach sich gezogen haben.) Die direkte Förderung des Gasaustausches in der Lunge vermittels der Luftsäcke soll kaum in Betracht kommen: der exspiratorische Luftstrom aus den Behältern kann nicht die Parabronchien und aus den letzteren die Lungenalveolen erreichen, da gleichzeitig auch die Parabronchien exspirieren (übrigens findet MÜLLER, daß dies unvorteilhaft wäre: sollte die Luft der Behälter bei der Exspiration die Lungen füllen, so würde sie bei der nächsten Inspiration verschlechtert in die Luftsäcke eindringen usw.). — Die cervicalen Luftsäcke und die extrathoracalen Divertikel der übrigen Behälter würden nach MÜLLER für die Atmung unter normalen Verhältnissen kaum in Betracht kommen. VICTOROW, der die sechs großen Luftsäcke bei der Taube mit feuchter Watte ausgefüllt (und die Bauchwand nachher vernäht) hat, zieht — aus der Abwesenheit irgendwelcher dyspnoischen Anzeichen — ähnliche Schlußfolgerungen.

Auf Grund seiner anatomischen Untersuchungen kommt neuerdings SCHULZE (122) ungefähr zu der folgenden Anschauung der mechanisch-respiratorischen Tätigkeit der Luftsäcke. Bei der verhältnismäßig bedeutenden Weite der im allgemeinen geradlinig verlaufenden Verbindungsgänge zwischen dem großen Stammbronchus und den einzelnen Luftsäcken kann die Atemlnft sehr leicht ein- und ausströmen, aber es gibt gewisse anatomische Verhältnisse, welche einen richtenden oder regulierenden Einfluß auf den Luftstrom, sowohl in bezug auf die Richtung, als auch die Quantität der bewegten Luftmasse ausüben: so könnten die Ostien, wo die in allen Bronchien reichlich vorhandene Ringmuskulatur besonders kräftig entwickelt ist, vielleicht unter Umständen einen völligen Abschluß der Luftsäcke bewirken (besonders das Ostium obdominale und praethoracale des Straußes); weiter finden sich zuweilen klappenartige Schleimhautfalten, welche die Eingangsöffnung eines Seitenbronchus bei einer gewissen Stromrichtung teilweise oder ganz überdecken könnten; dann kommt der Winkel in Betracht, in welchem die Seitenbronchien sich abzweigen usw. (s. im Orig. die Beispiele beim Strauß und Kasuar). Er hält es auf Grund solcher Befunde für wahrscheinlich, daß der Einatmungsstrom zunächst zu den hinteren Regionen der Lunge und den hinteren Luftsäcken geleitet wird, während beim Rückströmen ein Teil des Luftstromes in das Parenchym der vorderen Lungenpartie eindringt, so daß hier die Ventilation ausgiebiger wird, als bei der Inspiration; besonders aber sind die Saccobronchien dazu geeignet, die sauerstoffreiche Luft in das Lungenparenchym zu treiben, vielleicht folgt die Hauptmasse des Inhaltes der hinteren Luftsäcke diesem Wege.

Auf die Möglichkeit, nach dem Verschluß der Luftröhre durch den eröffneten Humerus (oder irgendwelchen von den Luftsäcken) die Lungen zu ventilieren, hat schon HUNTER (1774) hingewiesen. Nachher hat insbesondere ALBERS (1) diese Versuche wiederholt und verschiedene Abänderungen (Verbinden des eröffneten Humerus mit einem Gefäß mit Sauerstoff, Stickstoff oder Kohlendioxyd) ausgeführt. Ueber künstliche Ventilation durch Röhrenknochen s. auch VROLIK (142). SAPPEY (118) hat nach Eröffnung des Humerus (bei Verhinderung von Blutverlust) eine Ente bis 48 Stunden lang nach der Ligatur der Luftröhre am Leben erhalten; s. daselbst auch über die Angabe, daß eine Gans, deren postthoracale Luftsäcke breit ge-

öffnet waren, anscheinend die Verschließung der Luftröhre „gar nicht bemerkt hat“ und völlig regelmäßig weiter atmete. S. auch SIEFERT (125) und die neueren Erfahrungen im Abschnitte über die Blutregulation der Atmung.

Anschauungen über die Atmung während des Fluges.

Ueber die Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung während des Fluges wurde oft (schon bei HUNTER) die Ansicht geäußert, daß sie als Reservoire dienen, eine Ansicht, die aber in Anbetracht der Intensität des Stoffwechsels bei den Homoiothermen und bei den räumlichen Verhältnissen der Luftsäcke zurückgewiesen werden kann. (PAGENSTECHERS, 104, Angabe, daß der Flug mit der Füllung der Lufträume eingeleitet und mit starker Exspiration abgebrochen wird, ist durch keine genauen Beobachtungen belegt, wahrscheinlich nur theoretisch abgeleitet.)

Aber trotzdem scheinen die Luftsäcke für die Respiration während des Fluges von wesentlicher Bedeutung zu sein, ja (s. oben) man hat sogar geglaubt, daß ihre respiratorische Rolle erst während des Fluges zur Geltung komme.

SAPPEY (118), DROSIER (37), MAGNUS (91) u. a. haben auf Grund der Ansicht, daß das Brustbein unbeweglich in den Brustkorb eingefügt sei und nur den Flugmuskeln Ansatz biete, während die Rippen frei von Ansätzen der Brustmuskeln sind, gemeint, daß während des Fluges normale Respirationsbewegungen der Rippen vor sich gehen; so sagt z. B. SAPPEY, daß die Ueberlegenheit der Leistungsfähigkeit der Vögel bei Muskelanstrengungen eben dadurch bedingt ist, daß bei ihnen die Flug- und die Atembewegungen vollständig voneinander unabhängig verlaufen, während z. B. beim Menschen jede größere Muskelleistung Einstellung der Atembewegungen voraussetzt, damit den vom Thorax entspringenden Muskeln ihre volle Tätigkeit ermöglicht würde; die Luftsäcke sollen diese Unabhängigkeit der beiden Funktionen dadurch stützen, daß sie die Kapazität des Thorax und die Größe des Brustbeins herbeiführen. Demgegenüber haben einerseits CAMPANA (24), STRASSER (130) u. a. in Hinsicht auf die extrathoracalen Divertikel im Bereiche der Flügel, andererseits MAREY, P. BERT u. a. (in bezug auf die direkte Wirkung der Flugmuskeln auf den Thorax) den Einfluß der Flugbewegungen auf die Atemventilation hervorgehoben. MAREY (93) und BERT (11) wollen durch ihre meist unter komplizierten Bedingungen ausgeführten Untersuchungen nachgewiesen haben, daß die Flügelhebung inspiratorisch, die Flügelsenkung exspiratorisch wirkt, und daß während des Flügelschlages synchrone Ventilationen (z. B. 7—8 in 1 Sekunde) des Atemapparates erfolgen', es würde also die normale Atemrhythmik durch die Flugrhythmik ersetzt (MAREY).

Während der Ruhe konnte SOUM (126) zwar keine Einwirkung der Flügel- und Schultergürtelmuskeln auf die Thoraxbewegungen sicherstellen (nach der Durchtrennung der Plexus branchiales blieb die Größe und Zahl der Respirationen sowie die Ventilationsgröße fast unverändert). Aber während des Fluges scheint ihm eine respiratorische Wirkung der Flügelmuskeln höchstwahrscheinlich. HEADLEY (65—66) hat hervorgehoben, daß ein am Brustbein ruhender Vogel ausgiebig atmet (und schreien kann), indem er nun die Wirbelsäule erhebt, und SOUM hat bei am Brustbein fixierten Tauben ruhige

Atmung beobachtet; allerdings erkennt er an, es sei schwer denkbar, daß ähnliche Verhältnisse während des Fluges (vermöge des Luftwiderstandes) auftreten könnten. Aber er hat Mareys Angabe, daß der Kontraktion der Brustmuskeln eine exspiratorische Verschiebung des Brustkorbes entspricht, an ruhenden Tauben durch direkte Muskelreizung geprüft und glaubt, daß diese raschen, wenn auch schwächeren, „passiv“ (d. h. ohne Tätigkeit der eigentlichen Atemmuskeln) zustande kommenden Bewegungen eine ausgiebige Ventilation bewirken. Beim „vol plané“ könnten vielleicht normale Respirationen bei durch den Widerstand der Luft gestütztem Brustbein erfolgen.

Eine besondere Bedeutung soll nach Soum während des Fluges dem sonst für die Respiration fast bedeutungslosen interclavicularen Luftsacke zukommen: während der Erhebung des Flügels wird dieser Behälter gefüllt, während der Senkung entleert — und da die Amplitude der Thoraxbewegungen während des Fluges klein ist, so steigert sich die Rolle des interclavicularen Behälters. (Nach Soum sollen auch die schlecht fliegenden Vögel — Hausente, Huhn — sowie die im Käfig gehaltenen Vögel durch oft wiederholte Flügelschwingungen, z. B. auch nach dem Erwachen, die brachialen Divertikel durchlüften).

Baer (4) hat eine Reihe von verschiedenen bemerkenswerten Umständen, welche die Atmung während des Fluges betreffen, zusammengestellt. Auch nach langandauerndem Fluge, der doch die anstrengendste Form der Lokomotion ist, setzt sich die Taube nieder, ohne beschleunigte Atmung aufzuweisen (obwohl man dazu noch als höchstwahrscheinlich annehmen darf, daß der Luftwiderstand die Exspiration sehr erschwert); demgegenüber erschöpft sich ein im engen Raume herumflatternder Vogel äußerst schnell. Es ist wahrscheinlich, daß der fliegende Vogel, ähnlich wie ein mit den vorderen Extremitäten schwere Arbeit leistender Mensch, die Thoraxbewegungen einstellt: die Rippen (an welche sich die Scapula befestigt), das Sternum (welches den Flugmuskeln Ansatz bietet) und insbesondere die Coracoide und die Furcula (die als Strebepfeiler zwischen den eben erwähnten Skeletteilen und als Stütze für die Luftruder dienen) stehen in Inspirationsstellung still, bei der die Insertionspunkte der Brustmuskeln weiter voneinander liegen (wodurch die Wirkung der letzteren vergrößert wird). Während sich der Vogel in die Luft gleichsam einbohrt, werden wohl durch die Nasenlöcher seine Luftsäcke aufgebläht; durch das Pumpenspiel der axillaren und subpectoralen Divertikel würde der Luftvorrat in Zirkulation gebracht, wobei vielleicht auch die Bauchpresse mitwirken könnte. An frisch getöteten Vögeln bringt die Erhebung des Flügels Lufteinsaugung (usw.) durch die Trachealkanüle zustande (oder durch den eröffneten Humerus nach Verschließung der Luftröhre); Einblasung durch die Luftröhre hebt die Flügel vom Körper ab (und umgekehrt). Endlich verweist er auf die apnoisierende Wirkung (Krähe) des von der Luftröhre in die Oeffnung des Humerus oder umgekehrt (sowie auch von den postthoracalen Säcken in die Luftröhre) geführten Luftstromes (s. Atemregulation), oder auf die starke Abflachung und auch Frequenzverringerung der Atembewegungen, wenn ein starker Luftstrom gegen die Nasenlöcher eines intakten Vogels unterhalten wird. — Aber selbst in diesem Falle müßte man zweifeln, ob ohne zeitweise erfolgende

Exspirationen eine genügende Durchlüftung zustandekommen würde (s. darüber etwas weiter bei HESSE). — Neuerdings hat STROHL (130a) den Versuch mit einem gegen den Schnabel der Taube gerichteten Luftstrom wiederholt und höchstens etwas oberflächlichere, dabei aber frequentere Atmung gesehen. Nach Einbringen einer Luftsackfistel konnte er aber Flugunmöglichkeit konstatieren.

In ähnlichem Sinne haben sich auch manche von den späteren Autoren ausgesprochen (FICALBI, 48; GROBER, 62; MADARÁSZ, 89, usw.). Nach GROBER läßt sich überhaupt der eigentümliche Bau des Atemapparates der Vögel (sowie die abweichenden Regulationsverhältnisse der Atembewegungen) nur als Anpassung an das Fliegen begreifen. Er erwägt die Möglichkeiten einer Fixierung des Brustkorbes, d. h. eines Stillstandes der Atembewegungen während des Fluges: es könnte sich um eine reflektorisch vermittelte Hemmung oder um eine maximale inspiratorische Dauererregung handeln oder um Blutapnoë. BAER scheint an den Inspirationstetanus zu denken; GROBER hält ihn für unwahrscheinlich, insbesondere während des Fliegens, wo mit der passiv bewirkten Blähung der Luftsäcke eher ein hemmendes Moment gesetzt sein soll; da aber (s. oben) die Reflexhemmung bei künstlichem Aufblasen von der Trachea her eine vorübergehende ist, so scheint ihm am wahrscheinlichsten ein durch energische Flugatmung zustande kommender apnoischer Zustand zu sein (s. den Abschnitt über die Atemregulation).

HESSE (69) meint, daß es bei dem fliegenden Vogel genügt, wenn die durch den Luftstrom in die Säcke eingeführte Luft von Zeit zu Zeit entleert wird, was wohl durch Zusammenziehung der Bauchmuskeln geschehen könnte. Er beruft sich auf die Bauverhältnisse der Flugvögel, wo das Brustbein nie so weit nach hinten reicht wie bei manchen Läufern (z. B. *Tinamus, Crypturus*), so daß für die Wirksamkeit der Bauchmuskeln reichlich Spielraum bleibt, während für die Atmung am Boden eine solche weite Erstreckung des Brustbeins förderlich ist.

Man kann also die Verhältnisse des Atemgeschäftes während des Fluges heute noch keineswegs als völlig geklärt betrachten. Kürzlich hat MÜLLER (99) gegen BAER u. a. auf einige Umstände hingewiesen, die Beachtung verdienen: so z. B. auf die bekannte Tatsache, daß die Lerche während der raschen Flügelschwingungen kontinuierlich singt — oder: daß die alternierende Kompression der oberhalb und unterhalb des Schultergelenkes liegenden Diverticula die Luft eigentlich in einem und demselben Luftsacke verschiebt, also keinesfalls die Lungenventilation fördert; übrigens besitzen die vortrefflichen Segelflieger, die doch bis über eine halbe Stunde keine Flügelschwingungen ausführen, die mächtigsten axillaren und subpectoralen Behälter.

Da manche Vögel bedeutende Höhen aufsuchen und dort längere Zeit verweilen können (s. z. B. in dies. Teil des Handb. p. 223), und sogar nach den anstrengendsten Flugleistungen keine Dyspnoë zu zeigen brauchen, muß man einerseits an die oben geschilderte Beteiligung des Luftsackapparates, insbesondere der mit den Flügeln in Beziehung tretenden Divertikel, andererseits an eine passive Ventilation durch den Luftstrom während des Durchschneidens der Atmosphäre denken (die Geschwindigkeit hochfliegender Vögel wird auf 50 m in einer Sekunde geschätzt). Erst durch spezielle Untersuchungen, die allerdings auf große Schwierigkeiten stoßen würden, könnte man

hierüber Aufschluß gewinnen (es würde sich empfehlen, in den Aëroplanen oder drachenartigen Forschungsapparaten Versuche anzustellen usw.).

Ueber die Nasenlöcher s. weiter im Abschnitte über die Luftwege.

Sonstige Bedeutung des Luftsackapparates.

Die Luftsäcke als Reservoir der Atemluft für den Flug (Hunter, Merrem nach Treviranus, 136; teilweise noch bei Nuhn, 102; Pagenstecher, 104; Hertwig, 68 u. a.) oder beim Untertauchen aufzufassen, erscheint in Anbetracht der Intensität des Gaswechsels bei den Homoiothermen und ihrer demgegenüber viel zu geringen Kapazität kaum begründet (Sappey, 118; Drosier, 37; s. auch dies. Teil d. Handb. p. 228). Bezüglich der Tauch- und Schwimmvögel s. noch weiter bei Schulze (122).

Das Bestehen einer Beziehung der Luftsäcke zur Wärmeregulation wurde wiederholt von den Autoren erwogen, insbesondere die Beziehung zur Transspiration, so von Campana (24), Pagenstecher (104), Bignon (16), Madarász (89), Vescovi (140) u. a. Strasser (128—130) hat in Hinsicht auf die große Oberfläche der Luftsäcke an eine Regulation des Wassergehaltes im Vogelkörper gedacht. Die homoiothermen Vögel besitzen keine Schweißdrüsen, ihre Haut, mit Federn bedeckt, strahlt sehr wenig Wärme aus; nach Soum (126), der von diesem Standpunkte aus einige experimentelle Daten anzuführen beflissen ist, würde die Oberfläche der Luftsäcke gleichsam die Haut der Säugetiere ersetzen, insbesondere könnte man diese Rolle der Luftsäcke bei den Straußen hoch einschätzen. [In dieser Hinsicht hat P. Bert (11) an die wohltuende Befeuchtung der trockenen Inspirationsluft des Wüstenklimas durch die vermeintliche Vermischung derselben mit der aus abdominalen Säcken aspirierten Luft gedacht; auch bei der Atmung der arktischen Luft käme die Vermischung vorteilhaft zur Geltung, s. aber etwas weiter.]

Baer (5) findet zwar, daß die Wand der Luftsäcke so, wie für den Gaswechsel, auch für die Wasserverdunstung keine günstigen Bedingungen bietet, erkennt aber an, daß die Luftsäcke doch nur für die Transspiration und Wärmeregulation wichtig sind, da sie eben ermöglichen, daß große Luftmengen den Atemapparat der Vögel passieren.

Schulze (122, und schon lange vorher Bergmann, 8) hat als eine Nebenfunktion der Luftsäcke den Wärmeschutz angeführt, insbesondere bei den in kalten Zonen lebenden oder von keinem voluminösen Federkleid geschützten kleinen Vögeln, sofern die Luftkissen die in der Leibeshöhle enthaltenen Organe bedecken. Umgekehrt hat wiederum Victorow (141) in Hinsicht auf die Möglichkeit, daß die Luftsäcke etwa Kühleinrichtungen seien, auf Exners Anregung Versuche angestellt: bei den bisweilen außerordentlichen Muskelleistungen dieser Tiere (Vogelzug) und den großen in nächster Nähe von Herz und Eingeweiden gelagerten Muskelapparaten (Brustmuskeln) könnten die Luftsäcke eine Ueberhitzung des Körpers hintanhalten. Er hat anatomische (s. p. 898) und physiologische Studien an Tauben, Krähen (*Corvus frugilegus*, *C. corona*) und einem Bussard (*Buteo vulgaris*) ausgeführt; er macht da auf die Einhüllung des Herzens durch die Luftsäcke aufmerksam, auf die Pneumatisation der Bauchhöhle, der Flugmuskeln usw.: die Wärmeabfuhr kann einerseits durch eine vermehrte Wasserdampfabdunstung, andererseits durch Lufterneuerung stattfinden. In Parallelversuchen hat er nun bei sonst normalen Tauben sowie bei anderen, deren thoracale und abdominale Luftsäcke mit feuchter Watte ausgefüllt waren, die zu den Flugmuskeln ziehenden Nerven gereizt, um Ueberhitzung des Körpers zu erzielen; die Tauben mit intakten Luftsäcken vermögen ihre Temperatur zwar nicht auf einer konstanten Höhe zu erhalten, aber die bei

der Tetanisierung erfolgende Temperatursteigerung ist ganz unbedeutend (0,7—0,9°), während sie nach Ausschaltung der größten Luftsäcke beträchtlich ist (2,6—3,2°). Die Tetanisierung ist mit Erhöhung der Temperatur und bald nachfolgender Vermehrung der Atemfrequenz verbunden. Es dienen also die Luftsäcke als Vorrichtungen zur Wärmeregulation, wobei sie allerdings wohl noch andere Funktionen haben.

Von SAPPEY (118) wurde darauf hingewiesen, daß durch die dorsale Lage der Lungen und die Verteilung der Luftsäcke der Schwerpunkt des Körpers herabgedrückt wird (insbesondere bei den Tagraubvögeln), wodurch ihre Stabilität beim Flug erhöht wird (s. daselbst seinen Vergleich mit den lufthaltenden Organen der übrigen Wirbeltiere). GEGENBAUR (60) hebt in dieser Hinsicht die Lagerung der drei hinteren Luftsackpaare zu beiden Seiten der Eingeweidemasse hervor, wodurch bei ihrer Füllung die letztere nach der Medianebene gedrängt und so die Belastung des Körpers zugunsten der Herstellung des Gleichgewichtes geändert wird. Später wurde insbesondere von LENDENFELD (84—85) die Möglichkeit hervorgehoben, daß die verschiedenen Luftsäcke durch Veränderung ihrer Füllungsgrade während des Schwebens die Verlagerung des Schwerpunktes unterstützen. Dieser Ansicht gegenüber wendet BAER ein, daß dies nur für den Fall gelten würde, daß der Brustkorb inspiratorisch festgestellt bliebe, denn sonst müßte der schwebende Vogel mit jedem Atemzuge seine Stellung ändern, abgesehen davon, daß alle Luftsäcke gleichzeitig erweitert oder zusammengezogen werden (nicht einzeln), und daß der Effekt verschwindend klein wäre im Vergleich zu den Aenderungen der Kopf-, Hals- oder Schwanzlage oder der Flügelstellung (s. auch bei FICALBI, 48; SCHULZE, 122; MADARÁSZ, 89). SOUM (126) und MÜLLER (99) bemerken, daß dieser Effekt überhaupt von so unbedeutender Größe wäre, daß er vernachlässigt werden darf (er käme höchstens vom phylogenetischen Standpunkte aus in Betracht bei den Vorfahren der Vögel, die sich vielleicht der Flügel zuerst nur als Fallschirmeinrichtung bedienten). SCHULZE weist übrigens darauf hin, daß man höchstens in sagittaler Ebene solche Verschiebungen des Schwerpunktes, allerdings von unbedeutendem Umfange, zugeben könnte. — Für die schwimmenden Vögel aber ist nach SCHULZE diese Bedeutung der Luftsäcke klar, wie es schon SAPPEY und P. BERT annahmen; Schwäne, Gänse, Enten usw. besitzen relativ große abdominale und postthoracale Luftsäcke, insbesondere dann auch geräumige zwischen den Aesten der Furcula mit einem breiten ventralen Divertikel sich ausladende claviculäre Luftbehälter. Bei *Sula* breiten sich an der ganzen Ventralfläche des Rumpfes große subkutane Lufträume aus, beim Pelikan ist das subkutane Gewebe allgemein durchlüftet. Auch die zwischen den fettigen Federn der Bauchfläche gefangene Luft trägt zur Vergrößerung des Volumens bei. Der Vogel kann die Luftmenge regulieren (so sollen z. B. die Weibchen von *Lampronessa sponsa* in der Brunstzeit bei Annäherung an die Männchen plötzlich erheblich einsinken, um dem Männchen das „Treten" zu erleichtern, auch zum Tauchen sich anschickende Enten, z. B. *Fuligula*, sollen mit dem Rumpfe tiefer einsinken, wohl durch reichliche Abgabe von Luft aus den Luftsäcken). Durch verschiedene Kompression der Luftsäcke mit Hilfe der Bauchpresse könnten die Tauchvögel ihr spezifisches Gewicht unter der Wasseroberfläche regulieren. SCHULZE hebt hervor, daß im Tauchen gewandte Vögel einen viel längeren Rippenkorb aufweisen, ja bei den Algen und Pinguinen ragt dieser bis nahe an die vordere durch die Ossa pubis gegebene Beckenapertur nach hinten, wodurch die Möglichkeit einer gleichmäßigen kräftigen Kompression resp. Dilatation des Bauchhöhleninhaltes, speziell der großen hinteren Luftsäcke gegeben ist. Siehe auch schon bei P. BERT (11).

MADARÁSZ (89) hat die Möglichkeit erwogen, daß die Luftsäcke den Schwimmblasen analog als manometrische Sinnesorgane (aneroidartig) funktionieren, was allerdings in Anbetracht ihrer mächtigen räumlichen Entwicklung, der Unregel-

mäßigkeit der Struktur, der offenen Kommunikation mit den Atemwegen usw. kaum wahrscheinlich ist (s. Müller, Schulze).

Wiederholt wurde auch noch auf die Möglichkeit einer mechanischen Rolle der Luftsäcke hingewiesen, so z. B. von Owen (und schon von Hunter) darauf, daß die aufgeblähten Luftsäcke die Flügel extendiert halten und auf diese Weise, insbesondere beim Segelfluge, nützlich sind. Sappey (118) bemerkt, daß die Divertikel der Cervicalsäcke, die beim Strauß sich bis in die Coccygealregion und die Femurhöhlen erstrecken, durch gewaltige Luftpolster in der Sacralgegend eine starke Vergrößerung der Anheftungsoberfläche für die ungeheuren Muskelmassen der hinteren Extremitäten ermöglichen, woraus die außerordentliche Kraft und Leistungsfähigkeit der letzteren resultiert. Nach Strasser (130) wird vermittels der Ausstülpungen der Luftsäcke ein Gewinn an Muskelkraft erzielt durch eine Verschiebung der Muskeleinheiten nach der Seite der günstigeren Wirkung hin, indem der Bewegungshebel der Muskeln und die Bewegungsleistung ohne entsprechende Vermehrung der Muskulatur bewirkt wird (so z. B. schiebt sich in der Schultergegend sehr günstig eine Luftsackfortsetzung zwischen das Gelenk und die Brustmuskulatur ein usw.). Nach Pagenstecher (104) stützen die Luftsäcke als elastische Kissen die Glieder und den Hals bei der Ausstreckung. Im Anschluß an Strassers Auffassung der mechanischen Bedeutung der extrathoracalen Luftsäcke versucht Müller (s. aber auch schon Sappeys, 118, Ausführungen im Abschnitte über die Atmung während des Fluges) eine solche Rolle auch für die intrathoracalen Behälter zu begründen. Erstens wird das Volumen des Thorax vergrößert, ohne Gewichtsvermehrung, und so wird „the strength of hollow cylinder“ verstärkt, denn die Biegungsfestigkeit eines Hohlzylinders nimmt bei gleichbleibender Masse (bis zu einem gewissen Grade) mit der Vergrößerung seines Querdurchmessers zu (das Verwachsen der Dorsalwirbel, der Beckenknochen, das Stützen der Rippen untereinander vermittels der Processus uncinati, die Entwicklung der Sternocostalknochen und der eigentümlichen Gestalt des Sternums und der Coracoide: durch all dies erhält der Vogelkörper die Gestalt eines solchen hohlen Zylinders; auch bei anderen Fliegern — Insekten, ja sogar Fischen — sind große Lufträume innerhalb des Körpers vorhanden). Die Ausweitung der vorderen Brustgegend hat für die Gewinnung größerer Ursprungsflächen der Muskulatur hohe Bedeutung, ohne daß eine erhebliche Gewichtszunahme dabei resultiert (Wiedersheim, 144). Gegenüber der Hypothese von der respiratorischen Tätigkeit der Luftsäcke hebt Müller ihre Asymmetrie hervor, insbesondere diejenige der abdominalen Behälter, die (Baer u. a.) gerade die stärksten Volumänderungen erleiden, usw. Die erwähnte mechanische Bedeutung der Luftsäcke aber betrifft gar nicht ihre spezielle Form, die bloß durch die Asymmetrie der Raumverhältnisse bedingt ist. — Im weiteren wird auf die Erleichterung der Bewegungsfreiheit der inneren Organe, insbesondere des Herzens durch die Behälter Gewicht gelegt, so z. B. auf die bedeutende Verminderung der Reibung (s. schon bei Strasser) durch die Einlagerung der Divertikel zwischen die sich bewegenden Teile usw., s. darüber auch bei Schulze (die sogenannte „Schürze“ zwischen dem verhältnismäßig großen Herzen und Sternum von kleinen Vögeln).

Nach Girardi, Sappey, Pagenstecher u. a. wird durch die diaphragmatischen Luftsäcke (und die Lungen) die Phonation unterhalten (Sappey leitet von dem Luftsackapparat die bemerkenswerten Eigenschaften der Vogelstimme ab: „l'intensité, l'étendue et la puissance“; s. seine diesbezüglichen Versuche); auch nach Strasser soll die Stimme durch die Luftsäcke beeinflußt werden (indem die die Luftröhre umgebenden Säcke als Resonatoren, die großen aber vielleicht als Reservoire dienen); nach Ficalbi sollen die Luftsäcke insbesondere langgezogene Töne ermöglichen. Aber P. Bert hat keine Abnahme der Stärke der Stimme nach breiter Eröffnung des subclavicularen Luftsackes wahrgenommen (es wurde nur die Stimme „sensiblement faussée“); insbesondere zweifelt er an der Resonanzfähigkeit der Säcke. Schulze

gibt zu, daß durch die Luftsäcke eine Verstärkung und Modulation der Stimme zustande kommt, aber als Resonatoren kämen sie wegen der geringen Spannung ihrer Wände kaum in Betracht. Eine innigere Beziehung aber der Luftsäcke zur Stimme ist nach MÜLLER unwahrscheinlich, da beide Geschlechter einen gleich entwickelten Luftsackapparat besitzen.

Nebensächlich ist auch die Bedeutung der Luftsäcke für das Tedersträuben, vermittels Füllung der subkutanen Divertikel [so ist z. B. *Channa Chavaria* (Paraguay) imstande, die letzteren so schreckhaft aufzublähen, daß er als Schutzmittel für das Geflügel gegen Raubvögel in Hühnerhöfen gehalten wird, zitiert nach WIEDERSHEIM, s. STRASSER; der letztere führt auch das Verhalten des fauchenden Uhu an, weiter die Vergrößerung der Körperoberfläche bei brütenden Enten', s. auch PAGENSTECHER usw.]. Allerdings kommt das Federsträuben hauptsächlich durch die spezielle Hautmuskulatur zustande.

Bemerkenswert ist SAPPEYS Ansicht über die Wichtigkeit der Druckwirkung der im Wirbelkanal sich ausdehnenden Lufträume für die normale Funktion des Zentralnervensystems, die der Autor mit der ähnlichen Bedeutung der subarachnoidalen Flüssigkeit bei den Säugetieren identifiziert; wird (bei Verhütung des Blutverlustes) dieser Druck durch Entlassung einer gewissen Luftmenge vermindert, so soll der Vogel unmittelbar „étourdi, étonné“ werden: beim Versuche wegzulaufen sinkt er wiederholt um, es scheint die Erhaltung des Gleichgewichtes gestört zu sein.

Das absolute Gewicht des Vogelkörpers wird durch Ersatz des Bindegewebes, Fettes usw. durch die Lufträume, insbesondere durch die Pneumatisierung der Knochen wohl erleichtert (nach NUHN, 102, ist der Luftsackapparat des *Tachypetes* — Fregattenvogels — der angeblich 100 Meilen ohne Unterbrechung fliegen kann, am entwickeltsten, während bei den Straußen, Pinguinen usw. die Verbindungen mit den Knochenhöhlen verkümmern), obwohl in dieser Hinsicht SCHULZE darauf hinweist, daß die besten Flieger (*Cypselus*, *Sterna*, *Hirundo*) weder besonders große Luftsäcke noch eine weitgehende Pneumatizität des Knochengerüstes besitzen. — SAPPEY (118) und später STRASSER (130 haben bei der Pneumatisation zutreffend auf die Ersparnis an Baumaterial hingewiesen (was allerdings keine Besonderheit der Vögel, ja nicht einmal der Flieger darstellt).

Was das spezifische Gewicht betrifft, so war früher sehr allgemein die Ansicht verbreitet, daß die Luftsäcke [dasselbe vermindern (GIRARDI, JACQUEMIN, 77; CAMPANA, 24; HERTWIG, 68 u. a.). Insbesondere ist v. LENDENFELD (84) dafür eingetreten, indem er zugleich die Lufträume der Insekten und Vögel (was allerdings unzutreffend ist) von diesem Standpunkte aus einheitlich begreifen wollte; bei den Vögeln werden nach ihm keine Einrichtungen angetroffen, die auch nur den größten Teil ihres Inhaltes durch das Lungenparenchym leiten würden, sondern die Luftsäcke kommunizieren durch weite Kanäle mit den Bronchien. Demzufolge schreibt er den Luftsäcken insbesondere die Aufgabe zu, durch Herabsetzung des spezifischen Gewichtes des Körpers die Flugfähigkeit zu erhöhen (und durch Aenderungen des Füllungsgrades die Stellung ihres eigenen Schwerpunktes zu verrücken, s. oben); sie sollen insbesondere beim Schweben am meisten in Verwendung kommen (beim Pelikan und den großen Raubvögeln sind sie besonders entwickelt). Schon SAPPEY (118) und dann BAER (4) hat mit Recht eingewendet, daß die Gewichtsverminderung, welche nur infolge der höheren Temperierung des Inhaltes der Luftsäcke zustande kommen würde, verschwindend klein und für den Vogel bedeutungslos wäre. SCHULZE (122) berechnet, daß das spezifische Gewicht des Vogelkörpers von 1 dm^3 Volumen mit 1 dm^3 Lufträumen zwar etwa um die Hälfte verringert würde, aber damit ist wiederum das Volumen des Körpers weit größer und dementsprechend der Luftwiderstand und die Reibung erheblich vermehrt (s. auch bei DROSIER, 37). Für die Erhebung in die Luft und für die seitliche Fortbewegung sind also die Luftsäcke kaum von großem Vorteil. Be-

deutungsvoller sind sie für das Schweben, indem sie die Sinkgeschwindigkeit verringern. [Die hohe Temperatur des Vogelkörpers mitberücksichtigt, würde die Gewichtsverminderung von 1 dm³ Luft bei einem Temperaturunterschied von 50° C bloß 0,15 g betragen. Nach VICTOROWS (141) Berechnung ist diese Zahl für die Taube bei einem Temperaturunterschied von 15° gegen 40,5° C bloß 0,005 g.]

Zur Innervation der Atembewegungen.

Ueber die Beziehung der Atembewegungen zum Nervensystem haben wir schon in den vorhergehenden Kapiteln wiederholt gelegentliche Angaben gemacht und wollen sie nun vervollständigen.

Die Innervation der Atemmuskeln wird bei den Vögeln (zum Unterschiede von den Säugetieren, wo der Phrenicus von großer Bedeutung ist) hauptsächlich von dem thoracalen Rückenmarke besorgt (Intercostales). CAVALIÉ (25—27) will auch den Aesten, welche aus den thoracalen sympathischen Ganglien entspringen, gewisse Bedeutung zugestehen, obwohl er nicht angeben kann, ob dieselben tatsächlich dem sympathischen System angehören oder bloß die Ganglien traversieren. Das pulmonale Diaphragma wird von Aesten der 3.—6. Intercostales, das thoraco-abdominale vom Sympathicus innerviert.

CAVALIÉ hat bei in der Bauchlage fixierten Enten unter Verwendung einer MAREYschen cardiographischen Vorrichtung Durchtrennungen der Intercostalnerven (in der Nähe der Wirbelsäule) ausgeführt, worauf Abschwächung der Atemexkursionen (in verschiedenem Maße, je nach dem Betrage der durchtrennten Nerven) resultierte, aber sogar nach Ausschaltung aller Intercostales keine auffällige Dyspnoë zustande gekommen sein soll (die Inspiration war beschleunigt, die Exspiration verlangsamt, am anderen Tage usw. war die Störung weitgehend ausgeglichen). Aber nach der gleichen Operation z. B. am 4.—6. rechten (oder auch noch 1.—3.) Intercostalis wird bei gleichzeitiger Exstirpation der thoracalen sympathischen Ganglien auf der rechten Seite der distale Abschnitt (oder die ganze rechte Hälfte) des Thorax fast bewegungslos (links ist die Atmung beschleunigt und merklich dyspnoisch); sind nur die zwei ersten Nn. intercostales mit den zugehörigen Ganglien links erhalten, so wird eine heftige Dyspnoë (in der betreffenden Gegend) angetroffen, nach Ausschaltung der übriggebliebenen Nerven und Ganglien wird bald Asphyxie beobachtet. Dasselbe kommt zum Vorschein nach vorheriger Vagotomie. — Auch lokale Vergiftung der thoracalen Ganglien mit Nicotin wirkt ähnlich (bei der Ente, Taube, dem Sperber resultiert nach Ausschaltung aller Ganglien Erstickung). — Siehe auch bei SOUM (126).

Longitudinale Durchtrennung des Rückenmarks zwischen dem 1. und 3. thoracalen Wirbel bewirkt nur Verlangsamung des Rhythmus; quere Durchtrennung im Bereich des 3. Wirbels verursacht distal von dieser Stelle Einstellung der Atembewegungen; quere einseitige Sektionen wirken im gleichen Sinne, gleichseitig.

Bei SCHIFF (120) haben wir eine eigentümliche Angabe über rhythmische Kontraktionen des „M. pectoralis minor“ gefunden, welche der Autor mit gewissen am Zwerchfell der Säugetiere beobachteten Erscheinungen analogisiert (beim Raben, *Corvus corone*, sah er nach Zerstörung des Zentralnervensystems und Ablösung des großen Brustmuskels in einzelnen Fällen in ganz regelmäßigen Zeitabschnitten kräftige rhythmische Zusammenziehungen, auch nach Isolierung des Muskels mit den entsprechenden Skeletteilen).

Ueber die Beziehungen der einzelnen Gehirnabschnitte der Vögel zu den Atembewegungen liegen wenige Erfahrungen vor, obwohl verschiedene Forscher (allerdings zu anderen Zwecken) Operationen am Vogelgehirne ausgeführt haben. Bei Pachon (105) wird nach Entfernung der Hemisphären (mit dem Thermokauter) über eine starke Verlangsamung des Atemrhythmus berichtet und über Erhaltenbleiben gewisser reflektorischer Reaktionen; bei Reizung der Corpora quadrigemina soll die Atmung eingestellt werden, und zwar noch auf einige Sekunden nach Aufhören der Reizung; nach Zerstörung der Corpora quadrigemina soll der Atemrhythmus stark beschleunigt werden. Bei Siefert (125) wird bei einer enthirnten Taube sehr beschleunigte Atmung registriert. — Ueber Kalischers u. a. Versuche am Gehirne der Vögel, s. dies. Handbuch IV, p. 424 ff.

Huxley (73), die behufs Erforschung der Atemhemmung (s. p. 922) beim Untertauchen der Enten Dezerebrierung vorgenommen hat, erwähnt nichts über Aenderungen der Atmung (aus den Bildern könnte man auf Beschleunigung des Atemrhythmus schließen, aber es war erst kurze Zeit nach der Operation verflossen).

Nach Dekapitation (oder Rückenmarksdurchschneidung), wie sie Tarchanoff (132—133), Dubois (38) (s. auch Steiner, 127; Noël Paton, 106) ausgeführt haben, können bei den Enten insbesondere bei Erhaltung der künstlichen Ventilation gewisse Zeit komplizierte koordinierte Bewegungen bestehen (z. B. Schwimmbewegungen, steuernde Bewegungen des Schwanzes, Flugbewegungen), aber es wird nicht berichtet, ob auch irgendwelche Andeutung von Atembewegungen beobachtet werden könnte.

Brown Séquard (23) aber behauptet, daß man bei Vögeln die ganze Oblongata entfernen könne, ohne daß die Atmung aufhöre (s. bei Langendorff, 81).

Gelegentlich seiner Untersuchungen an Kaninchen hat Fredericq (56) bei einem Huhn und 3 Enten den Einfluß der Temperaturerniedrigung der Oblongata (durch Eintauchen des entblößten Nackens in eine Kältemischung) auf die Atembewegungen erforscht und (ähnlich wie beim Säuger) eine fortschreitende Verlangsamung derselben, infolge der wachsenden Verlängerung der Pausen, dann Verminderung der Exkursionen und endlich Atemeinstellung beobachtet.

Der Einfluß der Uebererwärmung bei den Vögeln ist allgemein bekannt (die Vögel besitzen keine Schweißdrüsen und die Körperdecke hindert die Wärmeausstrahlung, deswegen wurde in dem Luftsackapparat eine Kühlungseinrichtung erblickt, s. p. 914).

Insbesondere sollen die brütenden Vögel und die Nestlinge unter direkter Sonnenbeleuchtung leiden (s. z. B. bei Pycraft, 112: die brütenden Vögel sitzen mit breit geöffneten Schnäbeln und mächtig aufgesträubt, um der Luft möglichst Zugang zur Hautoberfläche zu bieten. Es wird berichtet, daß manche Vögel spezielle Manipulationen zum Wärmeschutz ausführen, s. daselbst p. 93 u. 94).

Siehe bezüglich der Beziehung zum zentralen Nervensystem auch p. 887.

Ueber reflektorische Beeinflussung der Atembewegungen.

Ueber reflektorische Aenderungen des Verlaufes der Atemakte und des Atemrhythmus bei den Vögeln wurden nur wenige spezielle Untersuchungen ausgeführt. Gelegentliche Beobachtungen verschiedener Autoren s. schon p. 888. Außerdem führen wir noch folgendes an.

Den reflektorischen Atemstillstand bei Benetzung der Umgebung der Nasenlöcher will Fredericq (56) bei der Ente (im Vergleich zum Kaninchen) hochentwickelt gefunden haben, bis über 12 Minuten lang, bis endlich beim asphyktischen Tiere die Atembewegungen ausbrechen. (Die Respiration soll da — im Gegensatz zum Kaninchen — mit einer aktiven Exspiration anfangen.) — In Grünwalds (63) Versuchen (p. 890) wurde durch Kitzeln der Nasenschleimhaut, Einblasen von Ammoniak keine Reaktion ausgelöst; aber bezüglich des letzteren s. weiter bei Rouse (117). Ueber die Atemeinstellungsbedingungen bei den tauchenden Vögeln (Enten) s. eingehend unten.

Fredericq erwähnt weiter, daß die z. B. durch Kälte sehr verlangsamten Atembewegungen der Ente nicht zwischen der Exspiration und Inspiration (wie bei den Säugetieren), sondern interexspiratorisch entwickelte Pausen aufweisen, angeblich zwischen der passiven Erschlaffung und der aktiven Verengerung des Thorax (er beruft sich da auf P. Berts Reptilienuntersuchungen; in der Tat erinnern Fredericqs Atemkurven bei solchen Enten sehr lebhaft an die Atembewegungen der Reptilien).

Bei der Taube kommen in der Norm (Siefert, 125) außerordentlich inkonstant 30—60 Atemzüge in der Minute vor, selten mehr oder weniger. Jeder Eingriff steigert die Frequenz ganz enorm. Fixierung, Einlegen der Trachealkanüle, „schmerzliche Gefühle“ bewirken eine kurze Pause mit anschließender starker Beschleunigung.

Die halbzirkelförmigen Kanälchen üben nach Fano und Masini (47) bei den Tauben (— die Autoren haben die Registrierung mittels einer pneumatischen in das Rectum eingeführten Sonde vorgenommen —) einen deutlichen Einfluß auf das Atemzentrum aus, denn ihre Destruktion bewirkt eine dauernde starke Verlangsamung des Rhythmus und Verstärkung der Atembewegungen (durch nachherige Vagotomie wird diese Veränderung noch auffälliger); bei einem solchen Tiere erweckt ein starker akustischer Reiz eine heftige Steigerung der Frequenz und Amplitude, ähnlich wie beim normalen Tiere. Ohne die Schnecke wird nur eine schwache Verringerung des Rhythmus und Vergrößerung der Amplitude beobachtet; ein Hörreiz ruft Atemstillstand in starker Inspiration hervor; Vernichtung der Cochleen nach derjenigen der halbzirkelförmigen Kanälchen soll fast normalen Atemrhythmus bedingen. — François-Fanckr (54) hat an fest immobilisierten (nicht narkotisierten) Tauben bei verschiedenen Körperstellungen Aenderungen der Frequenz, des Rhythmus und der Tiefe der Atemakte registriert.

In seinen Untersuchungen über den Einfluß der „emotionellen“ Zustände auf die Atmung der Tauben war Rouse (157) genötigt, die Vögel schonend in einer Art Nest zu fixieren, da die Befestigung der pneumographischen Kapsel sonst höchst schwierig war.

Auf Glockenton erfolgte Verflachung der Kurven und Vermehrung der Atemfrequenz, auf Pistolenschuß kurze Hemmung mit geringer Vermehrung der Frequenz; das Tier gewöhnte sich aber bald dermaßen an die künstlichen akustischen Reize, daß die Reaktionen sich verminderten, wogegen die Geräusche, welche in den Käfigen entstanden, ihre Wirkung behielten (zuweilen wurden Reaktionen auf schon wirkungslose Reize beobachtet, wenn dieselben sich mit sonst unwirksamen anderen Reizen kombinierten). Auf Bergamottöl und

„lily of the valley" erfolgten anscheinend keine Reaktionen, auf Asa foetida schwache, derjenigen auf Glockenton ähnliche, Terpentin und Ammoniak riefen Beschleunigung und Vertiefung der Atmung nebst Unregelmäßigkeiten hervor (aktive Exspiration usw.). Schwache Erschütterungen lösten kurze Beschleunigung und Verflachung aus, stärkere (oder mit anderen Reizen verbundene) zuerst Beschleunigung, dann Hemmung. Auch auf Lichtreize traten ähnliche Reaktionen auf; der Autor hat dann speziell untersucht, wie verschiedene Lichter (bei annähernd gleicher Intensität) wirken: es scheint im ganzen, daß eine größere Empfindlichkeit gegenüber Blau als Rot besteht (was der Autor für Anzeichen von Lustgefühl im kurzwelligen Lichte zu halten geneigt ist, da die Vögel, seinen Versuchen gemäß, auch sonst das letztere aufzusuchen pflegen); die Ergebnisse, die die Wirkung von drei verschiedenen Lichtintensitäten (gleicher Qualität) betrafen, waren nicht eindeutig.

Ueber die Adaptation des Atemrhythmus an künstliche rhythmische Reize s. bei JAPPELLI (77b).

Ueber Abänderungen der Atembewegungen, welche man bei Säugetieren als Husten, Niesen usw. bezeichnet, scheinen bei den Vögeln keine eingehenderen Angaben vorzuliegen. Bei KNOLL (78) wird über Hustenstöße berichtet, gelegentlich der Reizung der Schleimhaut der Kehlkopfregion, neben Schluckbewegungen, einfachen Gegenbewegungen der Plicae aryepigl. und negativen Resultaten; es soll große Verschiedenheit der Ergebnisse, auch individuell, vorhanden sein. Vom Kehlkopfinnern wurden fast ausnahmslos Hustenstöße (mit nachfolgenden Schluckbewegungen) ausgelöst. S. auch bei GRÜNWALD (63).

Ueber die Verhältnisse der Erstickung bei den Tauchvögeln s. einiges in diesem Teile des Handbuches p. 224 u. 230. Schon P. BERT (11) hat mit Nachdruck hervorgehoben, daß z. B. das Huhn untergetaucht unruhig ist und bald Luft aus den Nasenlöchern entweichen läßt, während die verschiedenen Wasservögel einige Minuten ganz ruhig sich verhalten und gewöhnlich keine Luft entlassen. RICHET (113—115) sowie LANGLOIS und RICHET (82, 83) haben insbesondere bei wiederholten Erstickungsversuchen an derselben Ente das Zurückhalten der Atemluft beobachtet (bis zur 8. Minute). Durch vergleichende Versuche mit Erstickung in der Luft ist RICHET zu dem Schluß gelangt, daß bei dem Untertauchen reflektorische Erscheinungen von Wichtigkeit sind, insbesondere der reflektorisch (vielleicht von den Trigeminusendigungen aus) unterhaltene Schluß der Glottis (andererseits resultiert dabei eine Verlangsamung der Herztätigkeit: durch Atropin wird die Widerstandsfähigkeit der Enten gegen Asphyxie beim Untertauchen sehr stark verringert; HUXLEY (72, 75) hat später bei ihren Versuchen über die reflektorische Apnoë — s. weiter unten — durch spezielle Untersuchungen nachgewiesen, daß die Herzverlangsamung als Folge dieser Apnoë anzusehen ist, nicht als direkte reflektorische Wirkung).

Da die in der Federdecke der Ente enthaltene Luft die direkte Berührung der Haut mit Wasser verhindert (s. bei LANGLOIS und RICHET), so genügt es, bloß den Kopf unterzutauchen; es kommt dann nach HUXLEY unmittelbar eine völlige Apnoë zum Vorschein, gefolgt von kompensatorischer Hyperpnoë; während das Untertauchen des Schnabels nicht bis auf die Nasenlöcher erfolglos ist, wirkt die Benetzung der letzteren schon deutlicher, aber völlige Apnoë erfordert das Eintauchen der Glottis (deren vorderer Rand etwa 2,5 cm hinter den äußeren Nasenlöchern liegt); es handelt sich um die Vermittlung des V. (Haut und Schleimhaut in der Umgebung der äußeren Nasenlöcher) und IX. Nerven (Glottisregion). Durch schwache Narkose konnte zwar der Anteil der Willkür ausgeschlossen werden, aber es erschienen zugleich reflektorische Abwehrbewegungen, so daß sich die Methode der Dezerebrierung in dieser Hinsicht als geeigneter erwies: die Apnoë kam da sehr regelmäßig zustande.

Aber außerdem legt Huxley (73, 74) Gewicht auf die durch Lageänderung des Kopfes vermittelte Wirkung, „reflex postural apnoea“; die in der Rückenlage mit gebeugtem Halse (Kopfscheitel nach oben) gehaltene Ente atmet ganz normal, aber bei Extension oder Dorsalflexion des Kopfes und Halses wird sehr regelmäßig Atemeinstellung hervorgerufen (nach einigen Sekunden versucht der Vogel die ursprüngliche Kopflage zu erreichen — gelingt dies, so folgen einige rasche tiefe Atemakte und bald Rückkehr zur Norm, sonst erscheinen tiefe, angestrengte Respirationen mit nachheriger Pause, weiteren Befreiungsversuchen usw.); zuweilen dauert die durch Extension erzeugte Apnoë über eine Minute, individuell aber wird mitunter überhaupt keine Apnoë, nur Atemverlangsamung beobachtet, aber in schwacher Narkose auch in diesen Fällen Atemruhe (ebenso nach Entfernung der Hemisphären). Wird bei einer normalen Ente mit frei in der Luft befindlichem Halse Seitenlage, Lage mit dem Schwanzende nach unten oder oben erzeugt, so sucht immer der Kopf mit dem Scheitel sich nach oben zu richten und die Atmung wird normal fortgesetzt; aber wenn in dem zuletzt erwähnten Falle auch der Kopf und Hals Tauchlage einnimmt (in Verlängerung der Körperachse), so wird die Atmung eingestellt. Da diese Lage in der natürlichen Folge der die Nahrungssuche am Boden der Gewässer vermittelnden Bewegungen nach dem Untertauchen des Kopfes resultiert (durch welch letzteres schon die Atmung eingestellt wurde, s. oben), so erscheint die durch Lagereflexe erhaltene Apnoë als ein wichtiges weiteres Glied in den Schutzeinrichtungen des Tauchvogels bei Nahrungssuche. Als diesen Hemmungsreflex bedingende Faktoren erweisen sich einerseits propriozeptive Reize der Nackengegend, andererseits sind auch die Labyrinthe mitbeteiligt: nach Ausschaltung der letzteren ruft jede Extension eine Atempause hervor, ohne Rücksicht auf die Lage; die Labyrinthe bedingen bei normaler Haltung des (Halses und) Kopfes die Fortsetzung des Atemrhythmus, um ihn einzustellen, wenn eine andere Lage, insbesondere mit dem Scheitel nach unten, eingenommen wird. In eingehender Verfolgung des Anteiles, den die „cervicalen Elemente“ und die Labyrinthe an diesem Hemmungsreflex haben, konnte Noël Paton (106, 107) verschiedene Typen unter den Enten nachweisen: die 1. Gruppe hat diesen Lageänderungsreflex überhaupt nicht ausgebildet; 2. Gruppe: die Labyrinthe sind die Hauptquelle des Reflexes (sowohl bei gebeugtem wie bei gestrecktem Halse usw. resultiert Atemeinstellung, sobald der Kopfscheitel nach unten sieht; Vernichtung der Labyrinthe vereitelt den Reflex usw.); 3. Gruppe: hier spielen neben den Labyrinthen auch die cervicalen Elemente eine wichtige Rolle, und zwar die cervicalen Gelenke, sowie das Gelenk zwischen Kopf und Atlas.

Ueber die Beziehung des Vagus zu den Atembewegungen.

Die schweren Folgen der beiderseitigen Vagotomie bei den Vögeln hat (nach Zander, 146) zuerst Blainville beobachtet (die Tiere gingen in einigen Tagen zugrunde; Emmerts (46) hierin erwähnte Arbeit habe ich nicht gefunden); Dieckhoff (35) und Longet haben sich mit Verdauungsstörungen bei den vagotomierten Vögeln beschäftigt, der letztere hat besonders die Störung des Schluckmechanismus hervorgehoben, ähnlich wie später Boddaert (18). Cl. Bernard (9) hat nach der Vagotomie bei Tauben sogleich und in späteren Tagen eine starke Herabsetzung der Atemfrequenz, später auch eine Erschwerung der Atmung infolge verhinderter Magenentleerung gesehen. P. Bert (11) gibt die stärksten Symptome unmittelbar nach der Operation an, während später Rückkehr zur Norm erfolgen soll (insbesondere nach einseitiger Vagotomie); bei der Ente bildet er zuerst starken, später weniger verlangsamten Atemrhythmus ab, wobei es sich insbesondere um exspiratorische Pausen handelt, sonst besteht eine große Verschiedenheit im Aussehen der Atemkurven, von denen insbesondere einige von der Art des dreiphasischen Reptilien-

typus sind (Fig. 121, 122, 149); es wird im ganzen auf die Aehnlichkeit mit dem Verhalten der Reptilien hingewiesen, auch was das Ueberleben betrifft; elektrische Reizung des zentralen Stumpfes hat Einstellung der Atmung (je nach dem Momente in Ex- oder Inspiration) ergeben (bei längerer starker beiderseitiger Reizung wurde zuweilen bei den Enten und Hühnern sogar rasch der Tod herbeigeführt). EINBRODT, EICHHORST (45), WASSILJEW (143) u. a. haben in ihren Untersuchungen hauptsächlich die Frage im Auge behalten, warum die vagotomierten Vögel nach einigen Tagen verenden (es wurden die Inanition, akute Degeneration des Herzmuskels, Vagopneumonie usw. als Ursachen angeführt); nach EICHHORST soll am anderen Tage nach der Vagotomie die Atemfrequenz wieder zur Norm zurückkehren. ZANDERS (146) Ermittelungen verdienen ausführlicher angeführt zu werden: bei den Tauben sinkt die Zahl der Respirationen von 25—30 auf 5—10 in 1 Minute, weiter sogar auf 1—2, mit deutlichen Erstickungssymptomen; die Inspirationen sind maximal; es soll sich zugleich um Reizung des zentralen Stumpfes handeln (wiederholte Abtragung des letzteren wirkt ebenfalls depressiv), allmählich aber soll die Frequenz wieder größer werden, in 24 Stunden sogar eine Annäherung an die Norm vorhanden sein. Peripher soll die Vagotomie in den Lungen Hyperämie bedingen (solange die Reizwirkungen dauern). (Kurz vor dem Tode kommen dyspnoische Erscheinungen vor, auch bei intakten Lungen, als Folge der Inanition, die durch die Lähmung des proximalen Abschnittes der Verdauungsröhre verursacht ist.)

In KNOLLS (78) Untersuchungen konnte schon nach einseitiger Vagotomie bedeutende Verlangsamung der Atmung bis auf die Hälfte der Normzahl nachgewiesen werden, worauf in 2—3 Tagen die Rückkehr zur Norm erfolgte. Nach beiderseitiger Operation sank die Frequenz von 40—60 auf 5—7 (zuweilen 3—3½ oder 10—15), ohne aber, wie es EICHHORST und ZANDER angeben, irgendwie auffällig (in 24 Stunden) anzusteigen; oft war sie am 2. Tage noch kleiner, jedenfalls aber bis zum Tode weit langsamer als vor der Operation. Zuweilen erscheint Arhythmie (auf zwei oder mehr rascher ablaufende Atemzüge ein Atemakt mit sehr langer Pause). Die Exspiration wird zumeist weit deutlicher in zwei Absätzen vollzogen als in der Norm, indem an die (angeblich) „passive“ Verkleinerung des Brustraumes sich eine kurze kräftige Kontraktion der Bauchmuskeln anschließt, nach einer oft beträchtlichen Pause; der (angeblich) „aktive“ Teil der Exspiration nimmt dabei gewissermaßen den Charakter eines Vorschlages vor der unmittelbar hierauf folgenden Inspiration an; die Inspirationen sind sehr vertieft und verlängert; später, wenn die Frequenz sich etwas gehoben hat, sind diese Eigentümlichkeiten des Verlaufes der Atemakte nicht mehr so stark ausgeprägt. Bei der Registrierung aus einem vorgeschalteten Gefäß, das mit der Trachealkanüle verbunden war, ließen die „normalen“ Atemkurven (s. p. 888) — die allerdings keine völlige Norm vorstellen, infolge der künstlichen Versuchsbedingungen — deutliche Unterschiede dem Verhalten nach der Vagotomie gegenüber erkennen: nach einseitiger Vagotomie werden die Kurven gedehnt (insbesondere die minder steilen Abschnitte verlängert), noch mehr nach der beiderseitigen, wo insbesondere eine kolossale Verlängerung des exspiratorischen Kurventeiles erschien, der sogar nahezu horizontal verlief. In Anbetracht der großen Unterschiede im Aussehen der Atemkurven schon in der „Norm“ ergibt sich, daß die Methodik ungenügend war. Obwohl sich manche Vögel sogar schon am ersten Tage nach der Operation etwas erholt hatten, traten nach KNOLL später wiederum dyspnoische Störungen ein usw.

und in 2—12 (5—7) Tagen der Tod. Die Lungen werden hyperämisch, die Zirkulation ist gestört, das Herz wird erschöpft, besonders auch infolge der Inanition; infolge der Lähmung des Kropfes entwickelt sich eine Anschoppung in dem letzteren, wodurch die Trachea gedrückt und der Thorax belastet wird.

Durch mechanische Reizung des zentralen Vagusstumpfes hat Knoll eine Unterbrechung der exspiratorischen Pause durch eine schwache, gedehnte Exspirationsbewegung erzeugt (worauf aber einige beschleunigte Atemakte folgten; bei Wiederholung der Reizung wurde nur das letztere Verhalten ausgelöst). Schwache Induktionsströme bedingten vom zentralen Vagusstumpfe einen mehr oder weniger lang anhaltenden Stillstand der Atmung, der dann durch abortive Atembewegungen unterbrochen wurde — und zwar meistens in der Exspirationsstellung, nur bei zwei Versuchstieren erschien derselbe fast in der tiefsten Inspirationsstellung. Nachher folgten einige stärkere und frequentere Atmungen. (Keine bestimmte Beziehung zwischen dem Momente der Reizung und dem Reizeffekte ließ sich nachweisen, s. P. Bert, 11.) Da die exspiratorischen Pausen bei den Versuchstieren lebenslang andauern, läßt sich nicht von Reizwirkungen sprechen.

Nach einseitiger Vagotomie beobachtete Couvreur (31, 32) unmittelbar Einstellung der Atmung in der Exspirationsstellung, dann unregelmäßige verlangsamte Atmung mit exspiratorischen Pausen, nach einigen Tagen Rückkehr zur Norm. Bei den Hühnern erfolgte nach beiderseitiger Vagotomie starke Herabsetzung der Frequenz (von 35—40 auf 3—4 in 1 Minute) und Vergrößerung der Amplitude, wobei die Inspiration gedehnter, die Exspiration sehr abgekürzt wurde und die exspiratorischen Pausen etwa 15 Sekunden andauerten; nach etwa einer Viertelstunde war die Amplitude bis unter die Norm verringert, die Inspiration noch mehr gedehnt; in 4—5 Tagen wurden bis 15 Atemakte in 1 Minute gezählt (noch kleinere, mit sehr langer Inspiration, schon etwas gedehnter bei deutlich zweiphasischer Exspiration, etwa 2 Sekunden langen Pausen, welches Verhalten bis zum Tode verblieb). Bei den Tauben sank die Zahl der Atemakte z. B. von 90 auf 9 (Pausen bis 8 Sekunden), nach 4 Tagen betrug sie etwa 23 (Pausen 2 Sekunden); individuell traten große Verschiedenheiten auf.

Schwache Reizung des einen zentralen Vagusstumpfes bewirkte Beschleunigung des Rhythmus, starke Reizung Einstellung in der Inspiration (auch wenn gerade die Exspiration begonnen hat), ähnlich auch beiderseitige Reizung der intakten Nerven oder der zentralen Stümpfe. Reizung des peripheren Stumpfes hat vorübergehende Beschleunigung der Atmung zur Folge, aber nur bei Intaktsein des anderen Vagus (nach Aufhören der Reizung kehrt sogleich die Norm zurück). Die Ventilation soll unmittelbar und auch später verkleinert werden (es besteht keine Kompensierung, wie bei den Säugetieren), im ganzen werden auch die chemischen Verhältnisse des Gaswechsels verschlechtert, besonders später, wenn sich auch Störungen im Lungengewebe einstellen (schlechte Zirkulation, Blutstauung usw.). Couvreur (33) unterscheidet beim N. laryngeus superior — dem Vagus gegenüber — eine exspiratorische Wirkung, worauf durch Reizung der inspiratorischen Fasern Inspiration folgt, s. die Innervation des Larynx.

Sieferts (125) Erfahrungen über die Folgen der Vagotomie (s. z. B.

Fig. 170—173) stimmen vielfach mit denen KNOLLS überein, aber er findet nach der Pause die zweite — auch in KNOLLS Abbildungen oft unmerkliche — Phase der Exspiration inkonstant und bezeichnet die in manchen Fällen annähernd horizontal verlaufende Pausenlinie als der eigentlichen Ruhestellung des Thorax entsprechend (s. insbesondere seine Rückenmarksdurchtrennungen); nur ausnahmsweise wurde, wie bei COUVREUR, nach beiderseitiger Vagotomie das Erscheinen langer Pausen in der tiefsten Exspirationsstellung wahrgenommen. Auch die während des Atemstillstandes nach der Reizung des zentralen Vagusstumpfes erhaltene Lage des Thorax bezeichnet SIEFERT als wirkliche Ruhelage desselben (oder wenigstens eine derselben sehr nahe Position). Nach einer oft sehr langen Dauer der Hemmung bricht hier dann wieder die autochthone Tätigkeit des Atemzentrums durch, indem ganz flache Atemzüge erscheinen, anfangs mit deutlicher Ausprägung der aktiven Exspiration, später auch mit deutlicher aktiver Inspiration. Bei der Reizung mit induzierten Wechselströmen kamen

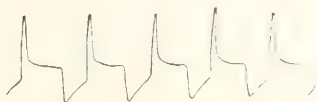


Fig. 170.

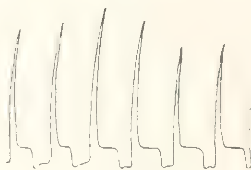


Fig. 171.

Fig. 170. Atemkurven der Taube nach einseitiger Vagotomie (nach SIEFERT).

Fig. 171. Atemkurven der Taube nach einseitiger Vagotomie (nach SIEFERT).

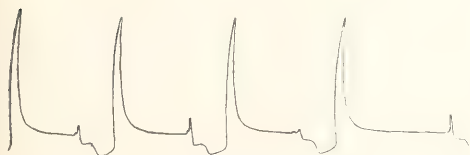


Fig. 172.

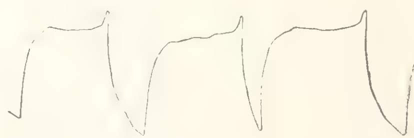


Fig. 173.

Fig. 172. Atemkurven der Taube nach doppelseitiger Vagotomie (nach SIEFERT).

Fig. 173. Atmung der Taube nach beiderseitiger Vagotomie (nach SIEFERT): seltener Typus, durch Pausenbildung auf der Höhe der Exspiration ausgezeichnet.

nur kurz und sehr selten inspiratorische Pausen zustande, oft konnten exspiratorische Pausen verzeichnet werden, aber auch verschiedene Aenderungen der Frequenz und Amplitude: Verlangsamung und Verflachung oder Verstärkung, Beschleunigung und Verflachung oder Verstärkung; die fast regelmäßig vorkommenden Nachwirkungen sind gleich oder im entgegengesetzten Sinne gerichtet (positive Nachwirkungen am häufigsten bei Anwendung schwacher und mittelstarker Ströme; im Gegensatze zu den Säugetieren weisen aber die Vögel bisweilen auch bei den schwächsten überhaupt wirksamen Strömen negative Nachwirkungen auf). Im ganzen ist die Verschie-

denheit und Inkonstanz der Erfolge zentraler Vagusreizung kaum geringer als bei den Säugetieren. Bei der Reizung mit Kettenströmen (mit denen bei den Säugetieren von Grützner und Langendorff eindeutigere Resultate erreicht wurden) sah Siefert bisweilen bei der Schließung des aufsteigenden Stromes Beschleunigung mit inspiratorischer Vertiefung und Verkürzung der Exspiration; der auf- oder absteigend unterbrochene Strom kann Verlangsamung und Verflachung, Beschleunigung und Verflachung oder Verstärkung (und zwar sowohl beider Atemphasen, als auch vorwiegend der exspiratorischen Phase) bewirken. Es bestehen bei den Tauben keine durchgreifenden Unterschiede in der Wirkung der verschiedenen Stromesrichtungen, wie sie von Grützner und Langendorff bei den Säugetieren sichergestellt wurden. Nur die intensivere Einwirkung der aufsteigenden Ströme ist unzweifelhaft. (S. auch weiter im Kapitel über die nervöse Regulation der Atmung.)

Siefert macht aber bei der größeren Mannigfaltigkeit der Ergebnisse darauf aufmerksam, daß, ähnlich wie bei den Säugetieren (Meltzer) bei einem und demselben Tiere eine auffallende Gleichartigkeit der letzteren zu verzeichnen ist. — Es ist nicht ausgeschlossen, daß die abweichenden Resultate P. Berts, für welche Siefert sich außer stande sieht eine Erklärung zu geben (insbesondere daß bei galvanischer Vagusreizung die Atembewegungen unmittelbar in der betreffenden Phase, sowohl in der Inspiration als auch in der Exspiration, eingestellt werden) durch die Artverschiedenheit der Versuchstiere bedingt sind (es hat nämlich P. Bert an Enten experimentiert). Auch Couvreurs in mancher Ansicht abweichende Befunde könnte man vielleicht damit in Beziehung bringen, daß sie an Hühnern gewonnen wurden.

Bourgeois' (21) Untersuchungen (s. p. 930) ist nur zu entnehmen, daß (beim Huhn) nach der Vagotomie die Atemakte groß, seltener und unregelmäßig werden, und daß die Reizung des zentralen Vagusstumpfes eine Beschleunigung der Atembewegungen „en inspiration“, stärkere Reizung inspiratorische Einstellung der Atmung hervorruft; in der Narkose mit Chloralhydrat jedoch soll die Reizung (angeblich infolge der Lähmung der inspiratorischen Fasern, s. Fredericq beim Kaninchen) Einstellung in der Exspiration bewirken. S. auch seine Erfahrungen über die natürliche Reizung der Vagi im folgenden Abschnitte. Cavalié (27) hat sich im ganzen Couvreur angeschlossen, aber bei starker Vagusreizung — bei Enten — Einstellung in der Exspirationslage gesehen.

Grober (62) hebt die Unterschiede in dem Verhalten der vagotomierten Vögel den Säugetieren gegenüber hervor, indem bei den Vögeln eine bedeutend größere Verlangsamung der Atemfrequenz zustande kommt (z. B. bei der Taube bis auf $^1/_6$—$^1/_{12}$ der Norm) als bei den Säugetieren, und zwar unter Entwicklung langer exspiratorischer Pausen (während bei den Säugetieren eine Verlängerung der inspiratorischen Phasen erfolgt); dies soll bei unmittelbarer Beobachtung besser als durch graphische Verzeichnung hervortreten. Ein weiterer Unterschied kommt darin zum Vorschein, daß bei Vögeln (Tauben) bei schwacher tetanisierender Reizung der zentralen Vagusstümpfe nur ganz ausnahmsweise eine ungefähre Wiederherstellung des normalen Verhaltens (wie es bei den Säugetieren der Fall ist) herbeigeführt werden kann, vielmehr in der Regel Pausen in Ex-

spirationstellung, wie bei der Durchschneidung, entstehen, ähnlich wie bei den Reptilien (nur selten kommen inspiratorische Stillstände oder Beschleunigung der Atmung vor). Ueber seine weiteren Versuche mit natürlicher Reizung der Vagi s. p. 930.

In Grünwalds (63) Arbeit wurden besonders einige von Sieferts Angaben richtig gestellt. Nach einseitiger Vagotomie wurde vorübergehend Sinken der Atemlage, Verringerung der Atemfrequenz, aber Vergrößerung des Atemvolums beobachtet. Nach beiderseitiger Operation wurde das letztere 2—5mal größer gefunden (bei um die Hälfte ja sogar um drei Viertel verkleinerter Frequenz); die Pausen erschienen in Exspirationsstellung, während die „Kadaverstellung“ (nach hoher Rückenmarksdurchtrennung) ungefähr der Mitte zwischen den Exspirations- und Inspirationsgipfeln entsprach. Schwache Reizung hatte Verlangsamung und Vertiefung der Atemakte, ins-

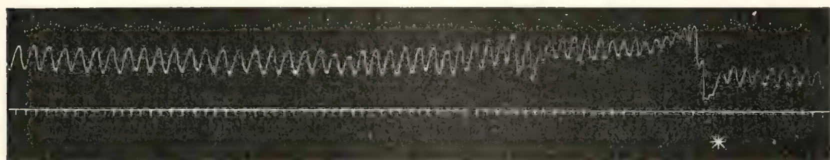


Fig. 174. Folgen der einseitigen Vagusdurchschneidung bei der Taube (nach Grünwald, 63). Registrierung mittels eines Atemvolumschreibers.

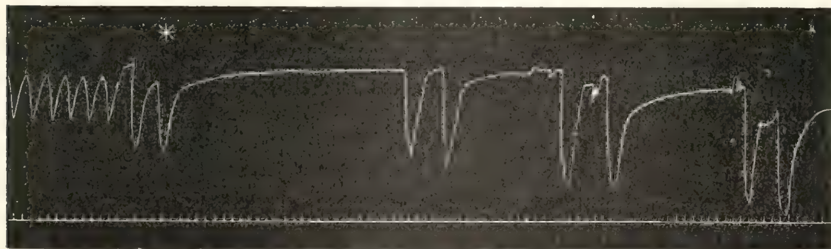


Fig. 175.

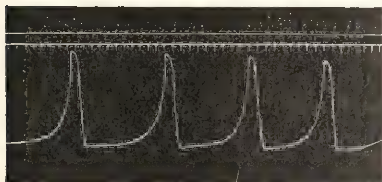


Fig. 176.

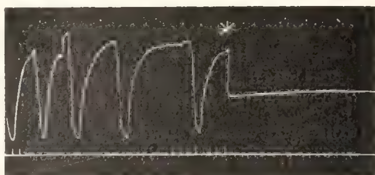


Fig. 177.

Figg. 175—177. Atemkurven nach doppelseitiger Vagotomie und Atemlage nach hoher Rückenmarksdurchschneidung (nach Grünwald). Fig. 175. Gewöhnlicher Atemtypus nach der beiderseitigen Vagotomie (Pausen in der Höhe der exspiratorischen Kurvengipfel) unmittelbar nach der Durchschneidung, Verminderung der Frequenz, Zunahme des Volumens; vor Beginn der Inspiration zeigt sich oft der durch die getrennte Kontraktion des Rectus abdominis hervorgerufene „zuckungsähnliche Vorschlag“. — Fig. 176. Atmung desselben Tieres nach einiger Zeit. — Fig. 177. Nach hoher Rückenmarksdurchschneidung befindet sich die Kadaverstellung des Thorax in der Mitte zwischen den in- und exspiratischen Gipfeln bezw. inspiratorischen Gipfeln und Pausenlinien.

besondere Vergrößerung der Exspirationsgipfel, stärkere: Verkleinerung der Atemakte und ihr Seltnerwerden zur Folge, bis zum Auftreten längerer — selbst 15 Sekunden dauernder — Pausen, nur selten Vermehrung und Vertiefung der Atmung; die Atemlage war unregelmäßig, auch bei demselben Tiere, und sank nach der Reizung dauernd; bei wiederholter Reizung verkürzten sich die Pausen; bei Reizung nach der Durchtrennung des anderseitigen Vagus trat die Atemeinstellung oft im Niveau der durch Vagotomie bedingten Pausen auf; zuweilen sank die Atemlage aus der am Gipfel der Exspiration befindlichen Pause so ab, daß die fortschreitenden Atemakte mit ihren Exspirationsgipfeln in die Höhe der vorangehenden Inspirationen reichten, was der Autor in Beziehung zu der Menge der Luft in den Behältern bringen möchte.

Neuerdings haben gelegentlich ihrer Untersuchungen über die Blutregulation der Atmung bei den Vögeln Orr und Watson (103) einige Vagusstudien ausgeführt. Nach einseitiger Vagotomie (Enten) haben sie schwache Verlangsamung, ohne vergrößerte Amplitude, beobachtet; nach Durchtrennung des zweiten Vagus erschien gewöhnlich „apnoea broken by asphyxial struggles“, nach 5—6 Minuten unregelmäßige, krampfartige Atmung; aber bei einigen Enten bestand auch nach beiderseitiger Vagotomie normaler, nur verlangsamter Atemrhythmus. Schwache mechanische zentrale Reizung löste normale Atemakte aus, auch ganz schwache elektrische Reize wirkten exzitatorisch. Nur in einem Falle konnte stärkere Hemmungswirkung nachgewiesen werden. — In Stübels (130b) Untersuchungen über die Beziehung der Blutdruckschwankungen zur Atemtätigkeit findet man auch einige Angabe über die Vaguseinwirkung. Beiderseitige Vagotomie hat zur auffälligen Verlangsamung des Atemrhythmus durch Ausbildung der Atempausen geführt (die letzteren sind selten rein exspiratorisch); bei tieferen Atemakten pflegt auch der Verlauf der Atemakte rascher zu sein. Die Pausen sind in der Regel anfangs am längsten; es erscheinen auch Perioden sehr tiefer und schneller Atemakte zwischen den Pausen oder Perioden von tieferen Atemakten zwischen seichteren. Die stärkste Verlangsamung zeichnet die Eulen aus (Pausen bis über 1 Minute), wobei die Atemakte sehr schnell verlaufen, dann folgt das Huhn, für die Raubvögel ist nur etwas gedehnterer Verlauf der Atemakte mit öfteren reinen Exspirationpausen charakteristisch, welch letztere insbesondere bei der Krähe auftreten. Im ganzen wirkt die Operation auf gute Flieger schwächer als auf träge Hausvögel. — Von dem peripheren Vagusstumpfe konnten sehr verschiedene Wirkungen ausgelöst werden, sogar nach beiderseitiger Vagotomie, so daß es sich nicht nur um afferente Vagusbahnen handelt.

Ueber die nervöse Regulation der Atembewegungen.

Die künstliche Reizung der Vagi und die Vagotomien können nur teilweise über die nervösen Regulationsverhältnisse des Atemmechanismus unterrichten. Von größerer Tragweite sind in dieser Hinsicht die Untersuchungen über die Beteiligung der durch Atembewegungen in der Peripherie auf natürlichem Wege erzeugten Reize auf die Tätigkeit der zentralen Atemapparate, im Sinne der Hering-Breuerschen Selbststeuerung der Atmung.

In dieser Richtung hat schon LANGENDORFF (80) (in unveröffentlichten Versuchen mit BUKOFZER) erkannt, daß dasselbe Prinzip der respiratorischen Selbststeuerung, das für Säugetiere von HERING aufgedeckt worden war, auch für Vögel Geltung hat, und daß auch bei ihnen die Vagi die Mittlerrolle übernehmen.

Nach der Durchschneidung des Halsmarks bei Tauben hoch oben erfolgten die Kopfatmungen genau im Rhythmus der künstlichen Einblasungen und veränderten denselben, wenn man die Frequenz der künstlichen Ventilation veränderte. Der exspiratorische Kollaps der Lunge ruft nämlich (durch die Vagi) eine Inspirationsbewegung des Kopfes hervor (nach dem Prinzip von HERING und BREUER): deswegen eilt die Schnabelöffnung der Aufblasung der Lunge voran. Nach der Durchschneidung der Vagi bleibt der Einfluß des veränderten Lungenvolumens auf die Atmung aus; die mit der Lunge kommunizierenden Lufträume des Vogelkörpers sind an der Regulation des Respirationsrhythmus nicht beteiligt.

Später hat SIEFERT (125) Einblasungen und Aussaugungen bei den Tauben (durch die Luftröhre) ausgeführt und gefunden, daß Aufblasen die Inspiration hemmt und die Exspiration hervorruft, während umgekehrt Aussaugen die Exspiration hemmt und die Inspiration fördert; nach beiderseitiger Vagotomie verschwindet diese Erscheinung, während einseitige Vagusdurchtrennung fast belanglos ist. Der Autor hat vor allem die bei geöffnetem Schnabel zu beobachtenden Kehlkopfbewegungen untersucht.

Beim Einblasen durch die Trachealkanüle geht der Kehlkopf sofort zurück und seine Ränder nähern sich kräftig einander, und diese markante Exspirationsstellung des Kehlkopfes kommt in jedem Momente bei der Einblasung zum Vorschein; sie kann bis zu einer halben Minute dauern, solange die Aufblasung andauert; es wird auch eine Nachwirkung verzeichnet in dem Sinne, daß die folgenden Respirationen stark verlangsamt sind, wobei der Kehlkopf immer wieder in die Exspirationsstellung zurückkehrt, bis er allmählich erst die normale Mittellage wieder erreicht. Es genügt aber zur Hervorrufung dieses Reflexes schon ein so schwacher Luftstrom, daß dadurch die respiratorischen Hohlräume kaum stärker als normal ausgedehnt werden. Gleichzeitig sieht man, daß während der Aufblasung die Obliqui externi in deutliche und langgezogene Kontraktion geraten (oft erst im weiteren Verlaufe der Einblasung). Bei älteren, weniger empfindlichen Tauben läßt sich die Wirkung des Saugens dadurch sicherstellen, daß der Kehlkopf zuerst jäh nach vorn steigt und sich maximal öffnet, aber bald nachher sich wieder zurückbewegt, um dann sofort wieder nach vorn zu schießen; es tritt eine Beschleunigung der Atmung mit sehr verstärkter Inspiration und verminderter Exspiration auf; auch eine Nachwirkung läßt sich sicherstellen. Demnach würde bei den Vögeln eine Selbststeuerung der Atmung (HERING-BREUER) ähnlich wie bei den Säugetieren bestehen.

Bemerkenswert ist die weitere Angabe SIEFERTS, daß auch noch nach Zerstörung womöglich aller Luftsäcke und Eröffnung der Leibeshöhle durch Einblasen in die Luftröhre eine exquisite Hemmung der Atembewegungen — vielleicht noch leichter als sonst — ausgelöst wird, ohne daß sich die Lungen überhaupt merklich erweitern; es soll auch die Aussaugung, wie die Einblasung zunächst Atemstillstand bewirken, worauf ein angestrengter Exspirationsversuch zustande kommt (s. noch weiter unten).

Gleichzeitig hat Bourgeois (21) an Gänsen und Hühnern experimentiert; bei den letzteren soll nach starker plötzlicher Insufflation von der Trachea aus keine Atemhemmung eintreten, ja die Zahl der Atembewegungen unverändert bleiben (im Zustande dauernder Aufblasung); bei der Gans erscheint unmittelbar eine Beschleunigung des Atemrhythmus, dann Atemeinstellung und nachher normale Atemfrequenz (ebenfalls bei bleibender Aufblasung); es wird nichts bemerkt über die Folgen der nach 15—20 Sekunden erfolgten Luftentleerung.

Weiter hat Bourgeois die Wirkung rhythmischer Einblasungen, d. h. künstlicher Ventilation untersucht (wo das Kaninchen mit intakten Vagis Akkommodation des Atemrhythmus an die künstliche Atmung aufweist); es sollen sowohl bei Hühnern wie bei Gänsen, bei intakten wie bei durchtrennten Vagis gleichzeitig langsame große Eigenatmungen und rasche künstliche Ventilationen sich aufzeichnen, aber — insbesondere bei der Gans — der eigene Rhythmus verlangsamt werden, z. B. von 28 auf 10 in 1 Minute (beim Huhn von 16 auf 12 in 1 Minute) und zugleich soll insbesondere die Gans „une prédominance de type expiratoire“ zeigen; beim Huhn soll nach der Vagotomie die apnoisierende Tendenz der künstlichen Ventilation auffälliger sein (s. p. 932).

Nachher ist wieder Grober (62) auf diese Frage eingegangen. Er vergleicht insbesondere das Verhalten der Lungen bei den Vögeln mit demjenigen bei den Säugetieren (s. oben über die Vogellungen): die Lungen der Vögel sind fast völlig fixiert und ihr Stroma ist nur wenig ausdehnbar; aber auch in der abwechselnden Vergrößerung und Verkleinerung der Luftsäcke bei der Atmung kann das wesentliche Moment für die „Selbststeuerung“ vermittels der Vagi nicht erblickt werden, denn auch nach Aufschneiden aller nach Eröffnung der Bauchhöhle zugänglichen Luftsäcke weist die Taube oft keine erhebliche Veränderung des Atemspieles auf (bisweilen wird der Atemrhythmus verlangsamt); nach der doppelseitigen Vagotomie aber kommt die charakteristische „Vagusatmung“ zum Vorschein.

Grober hat nach Sieferts Beispiel auch die respiratorischen Kehlkopfbewegungen während künstlicher Einblasung und Aussaugung untersucht, seine Ergebnisse bestätigt und insbesondere das Verhalten des Kehlkopfes nach Eröffnung der Luftsäcke (und der Leibeshöhle) eingehend erforscht: sowohl beim Einblasen als beim Aussaugen wird baldige Schließung der Glottis und Bewegung des Kehlkopfes nach hinten (Exspirations- bzw. Ruhestellung) bewirkt, welcher Zustand bestehen bleibt, solange der Luftstrom unterhalten wird, im Gegensatze zu den antagonistischen und nur im Beginn jedes Versuches erscheinenden Wirkungen bei geschlossenen Luftsäcken. Doch nach beiderseitiger Vagotomie wird die (nun enorm verlangsamte, aber dafür um so schärfer ausgeprägte) Kehlkopfatmung bei Einblasen oder Aussaugen von Luft nach wie vor dauernd gehemmt. Und so gelangt Grober zu dem Schlusse, daß es sich da wesentlich um einen apnoischen Zustand handelt, durch ausgiebige Arterialisation des Blutes bedingt (s. schon p. 913).

Weiter hat Grober, nach Sieferts Beispiel, die exspiratorisch wirkenden Obliqui externi untersucht, deren reflektorische Kontraktion bei künstlicher Aufblähung er aber nicht genügend instruktiv fand. Als er die respiratorischen Lage-

änderungen des Sternums als Index verwendete — unter voller Berücksichtigung, daß sie zugleich passiv durch Aufblähung und Aussaugung beeinträchtigt werden — konnte er in manchen Fällen nachweisen, daß auch während einer längeren Aufblasung sogar normal frequente und starke Atembewegungen nach einer vorübergehenden Hemmung hervortreten, mit entsprechenden Kehlkopfbewegungen (später erschien allerdings Dyspnoë). Es muß also der Grad der durch mechanische Reize bewirkten reflektorischen Beeinflussung der Atemzentrumtätigkeit tatsächlich im Vergleiche mit den Säugetieren als geringfügig bezeichnet werden. Dasselbe geht aus Versuchen hervor, in denen GROBER nach dem Beispiel von BREUER (s. bei Säugetieren) entweder die Exspiration oder die Inspiration andauernd verhinderte, wobei nicht annähernd so ausgeprägte Veränderungen des Atmungstypus resultierten, wie es bei den Säugetieren der Fall zu sein pflegt.

Aus den oben angeführten Versuchsergebnissen wird von GROBER der Schluß gezogen, daß, soweit eine reflektorische Regulation der Atmung vermittels der Vagi bei den Vögeln besteht, die betreffenden Reize (nicht in den Luftsäcken, sondern hauptsächlich) in den Lungen entstehen, und meint, daß sie vielleicht durch die Rippenbewegungen erzeugt werden (ebenso bei den künstlichen Einblasungen und Aussaugungen), welche Verschiebungen des Lungenparenchyms bedingen. Vielleicht aber — meint GROBER — werden auch unabhängig von irgendwelchen Volum- oder Lageveränderungen der luftführenden Räume dem Atemzentrum — insbesondere von den Lungen aus — auf der Bahn der Vagi Erregungsimpulse zugeleitet, durch welche dessen Tätigkeit derart beeinflußt wird, daß die Zahl der Atemzüge bedeutend vermehrt erscheint. (Er zitiert einen Versuch von BREUER und HERING, wo nach Ausschaltung der Volumänderungen der Lunge beim Kaninchen bei Zuleitung von Luft unter höherem Druck nach vielfachem Durchstechen der Lunge die an den Nasenlöchern beobachtete Atemfrequenz nach der Vagotomie fast auf die Hälfte absank; die Lungen der Vögel sind gleichsam von Natur aus durchbohrt, so daß nach Eröffnung der Luftsäcke ähnliche Bedingungen zustande kommen. Also auch bei den Säugetieren sind die von den wechselnden Ausdehnungsverhältnissen der Lungen abhängigen Erregungen nicht die einzigen in der Vagusbahn geleiteten.) Ueber die Verhältnisse während des Fluges s. 911.

Ueber die Vagusreizbarkeit bei den Vögeln s. BATELLI und STERN (7) (im ganzen soll sie schwächer sein als bei den Säugetieren, aber bei der Ente größer, was in Beziehung zur Widerstandsfähigkeit gegen Asphyxie gebracht wird, indem hier rasch die Herztätigkeit verlangsamt wird); s. aber bei NOËL PATON (107), s. auch STÜBEL (130b).

Die Atemfrequenz der Vögel ist im ganzen kleiner als bei den Säugetieren, wie schon P. BERT (11) durch seine unter möglichst vergleichbaren Bedingungen angestellten Versuche gezeigt hat; er hat sowohl die maximalen Zahlen bei den kleinsten Vögeln als auch die bei großen Vögeln bedeutend kleiner gefunden als bei den Säugetieren (z. B. in der Ruhe bei den kleinsten Vögeln 90—100, bei Pelikan und Marabu aber nur 4, Kondor 6, Kasuar 2—3 in 1 Minute, dazwischen bei kleineren Raubvögeln 12—18, Fasan 20, Ente 18, Gans 7—9 usw.; die Beziehung zur Körpergröße kommt am schönsten innerhalb einer natürlichen Gruppe, in der bedeutende Unterschiede der Größe vorhanden sind, zum Vorschein). SIEFERT weist auf den

relativ intensiveren Gaswechsel der Vögel im Vergleich zu den Säugetieren hin, welcher Umstand in scheinbarem Gegensatze zu der kleineren Atemfrequenz der ersteren stehen würde, wenn man nicht berücksichtigt, wie vollkommen der Bau der Vogellunge usw. in Hinsicht auf die Gasaustauschverhältnisse (s. oben p. 896) ist. — Stübel (130b) hat kürzlich die Atemfrequenz der folgenden Arten untersucht: Huhn 24 (Hahn 18, Henne 31), Hausente 16, Stockente 19, Bussard 18, Möve und Dohle 26, Saatkrähe 25. — Hepke (67a) gibt für das Geflügel sämtlich niedrigere Frequenz an als es üblich ist.

Ueber die Regulation der Atembewegungen durch das innere Medium.

Die in den vorangehenden Kapiteln zusammengefaßten Untersuchungen enthalten zugleich viele Beispiele dafür, daß die Tätigkeit der zentralen Atemmechanismen der Vögel durch Aenderungen des Sauerstoff- und Kohlendioxydgehaltes im Blute beeinflußt wird. Insbesondere weisen wir auf die Folgen der mehr weniger gehinderten Durchlüftung des Lungenparenchyms hin (nach Eröffnung eines wichtigen Luftsackes oder mehrerer usw.); es wird dann die Zahl und die Tiefe der Atemakte erheblich vergrößert, es resultiert Dyspnoë. Wir könnten auch noch Bourgeois (21) zitieren, der die Asphyxie an Gänsen und Hühnern eingehender studiert hat (allerdings bestand hier zugleich Sauerstoffmangel und Kohlensäureanhäufung): nach Zusammendrücken des Verbindungsrohres zwischen der Trachea und der Atemfläche sank die Frequenz und vergrößerte sich die Exkursion der Atembewegungen (zugleich mit Verminderung des Pulses und Verkleinerung des Blutdruckes); nach diesem Stadium, welches durchschnittlich 36 Sekunden dauerte, folgte das Krampfstadium (im Durchschnitt 2 Minuten 50 Sekunden) mit zuerst sehr seltenen, dann immer zahlreicheren mächtigen Atemakten, mit denen zugleich krampfartige Bewegungen der Extremitäten einhergingen (der Herzschlag war unregelmäßig, die Frequenz zuerst verkleinert, die Amplitude zuerst groß, dann klein, der Blutdruck fortschreitend höher, um endlich abzusinken); im dritten Stadium (55—60 Sekunden) wurden die Atembewegungen vermehrt, aber sehr flach, um in 20—25 Sekunden zu verschwinden (der Blutdruck sank sehr rasch, die Herzschläge, zuerst schwach, wurden verstärkt, aber selten, um 35 Sekunden nach dem letzten Atemzuge eingestellt zu werden). — In Grünwalds (62) Versuchen steigerte sich die Frequenz der Atemakte bei Einatmung fortschreitend verschlechterter Luft aus der Atemflasche um $^1/_3$ und das Volumen der Atemzüge bis auf das Dreifache; die Rohrdyspnoë ergab bis dreimal vertiefte Atemexkursionen, später seltenere, dann etwas vermehrte.

Reine Versuche mit Sauerstoffmangel haben neuerdings Orr und Watson (103) an Enten ausgeführt, indem sie die Luft mit Stickstoff vermengten: es trat da schon bei 18 Proz. O_2 eine schwache Erhöhung der Frequenz auf; weitere Verringerung des Sauerstoffgehaltes rief rasch anwachsende starke Dyspnoë hervor, die bei Erneuerung der Luftatmung unmittelbar verschwand (es bestand dabei große Uebereinstimmung im Verhalten der verschiedenen Tiere). — Auch Stübel

(130b) hat Dyspnoëversuche angestellt, doch mit Hinsicht auf die Pulsverhältnisse.

Umgekehrt wurde auch schon wiederholt über apnoische Zustände bei ausgiebiger Durchlüftung der Lungen berichtet (s. p. 913, 930). Diese Ergebnisse scheinen oft eindeutig für die chemische Regulation der Atemzentrentätigkeit zu sprechen, aber bei näherer Analyse kommt man doch nur zu der Erkenntnis, daß die Verhältnisse nicht so einfach liegen. Wir wollen dies ausführlicher in betreff der Apnoë infolge Sauerstoffanreicherung des Blutes schildern, für deren Zustandekommen die Atemeinrichtungen der Vögel so außerordentlich günstige Bedingungen liefern.

Bei Hühnern und Enten erhielt Bieletzky (15) durch periodische Einblasung von Luft in die Respirationshöhle leicht Apnoë, aber von weit größerer Bedeutung waren die Versuche am Habicht (*Astur palumbarius*, der mit außerordentlicher Pneumatisation ausgestattet ist), bei dem die Luft unter konstantem Drucke von der Luftröhre aus kontinuierlich eingeleitet und aus den durchgesägten Knochen herausgeblasen wurde, so daß keine Volumänderung der Lungen und Beeinflussung der Atemmuskulatur vorhanden war: bei z. B. 46 Atembewegungen in 1 Minute (mit kleinen exspiratorischen Pausen) trat nach etwa 2 Minuten dauernder Durchleitung von 2588 ccm Luft (wobei die am Manometer sichtbaren Schwankungen des Luftdruckes kaum 6 mm Hg betrugen) allmähliche Abschwächung und Verlangsamung der Respiration, bis völlige Apnoë ein, die über $^1/_2$ Minute dauerte, worauf schwache Inspiration, schwache Exspiration, nach 2 Sekunden tiefere Inspiration usw. folgte, im ganzen 52 Atemakte in 5 Minuten usw. Je länger die künstliche Ventilation gedauert hatte, um so längere Apnoë wurde erzielt. — Auch Miescher-Rüsch (95), der die damaligen Daten über die Atemregulation kritisch zusammengefaßt hat, hielt die von Bieletzky gewonnene Apnoë für eine „apnoea vera“, vorausgesetzt, daß in den Versuchen kein Wechsel des Ausdehnungsgrades der Lunge stattgefunden hat; es schien ihm aber die Beweiskraft des Versuches dadurch etwas beeinträchtigt, daß die Vagi intakt waren.

Diese Versuche hat dann Luciani (88) mit Bordoni (19) wieder aufgenommen (indem sie die abdominalen Säcke eröffneten), mit folgenden allgemeinen Ergebnissen: bei kontinuierlicher Durchlüftung unter einem Drucke von 4—5 mm Hg erfolgten beim Truthahn augenblicklich Atemeinstellung, bei 2—3 mm Hg erst nach kurzer Abnahme der Atmungsakte, bei 1—1,5 mm Hg erst nach längere Zeit sich erhaltender Verringerung der letzteren, der Rückkehr zur normalen Atmung nach Aufhören der Einblasung ging immer ein Anwachsen der Atemzüge voran. Bei den Tauben (Fig. 178, 179) erfolgte bei 1—2 mm Hg die Atemeinstellung augenblicklich oder nach stufenweiser Abnahme der Atemzüge, worauf der Rückkehr zur normalen Atmung ebenfalls ein Anwachsen der Atemakte vorausging. Bei den Hähnen war die erzielte Apnoë nie vollständig, indem sehr geringe unregelmäßig zerstreute Atembewegungen bestehen blieben, auch bei höherem Luftdrucke, und bei der Rückkehr zum normalen Typus ging ebenfalls ein Anwachsen der Atemzüge voraus. Die Ventilation mit reinem Sauerstoff (Fig. 180—182) unter 1 mm Hg führte bei den Tauben niemals eine vollkommene Apnoë herbei, bei 2 mm erfolgte die letztere plötz-

lich oder nach überaus kurzem Abfall der Atemzüge, worauf der Wiederaufnahme der Atmung fast immer Allgemeinbewegungen des Tieres vorausgingen, oder zuerst periodische Atmung erschien. Mit einem Wasserstoffstrom gelang es Bordoni nicht Apnoë zu erzielen, er beobachtete dabei „asphyktische“ Krämpfe. Durch Einblasung einer geringen Menge Kohlendioxyd, bei plötzlichem Verschluß der Bauchhöhle oder des Einblasungsrohres, sowie bei Vagusreizung wurde die Apnoë sogleich unterbrochen. Nach der Vagotomie würde überhaupt keine vollständige und andauernde Apnoë mehr erzeugt, weder bei Einblasung mit Luft noch mit Sauerstoff, die Atemzüge verkleinerten sich bei den Tauben weit mehr als bei den Truthähnen und Hähnen. Die Vagotomie während der Apnoë hatte zuweilen sogleich, gewöhnlich — vielleicht infolge der traumatischen Erregung — nach einer gewissen Zeit die Unterbrechung derselben zur Folge.

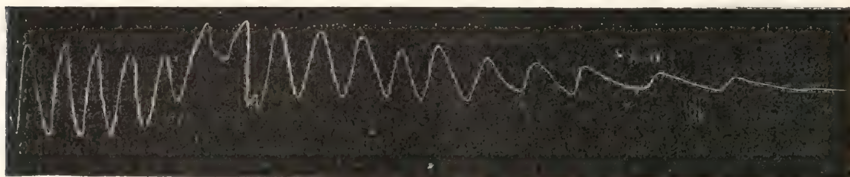


Fig. 178. Allmählicher Uebergang der normalen Atmung in Apnoë (nach Luciani, 88 und Bordoni, 19). Truthahn. Kontinuierliche Lungendurchlüftung beginnt bei *V* bei einem Druck von 1 mm Hg.

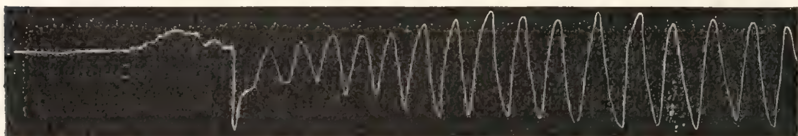


Fig. 179. Uebergang von Apnoë zur Atmung (nach Luciani, 88, und Bordoni, 19). Bei *C* hört nach langer Apnoë kontinuierliche Durchlüftung auf; es erfolgt die allmähliche Rückkehr zu normaler (eher etwas stärkerer) Atmung.

Luciani gelangt demnach zu dem Schlusse, daß die Apnoë der Vögel bei kontinuierlicher Ventilation eine komplizierte Erscheinung ist, die im wesentlichen durch einen Reflex auf der Bahn der Vagi zustandekommt: denn sie entsteht oft bei genügend starkem Drucke augenblicklich, ohne die allmähliche Abnahme der Atemzüge, bevor eine Verarmung des Blutes an Kohlensäure stattfinden konnte; sie hängt also wesentlich von der reflektorischen Erregung der zentripetalen Bahnen der Lunge und der Luftsäcke ab. Bei den Hähnen, wo die Apnoë schwer auslösbar ist, würden vielleicht „die Lufttaschen für die mechanischen Wirkungen der Luft minder empfindlich sein“. — Die Tatsache, daß die Ventilation mit Sauerstoff bei intakten Vagis keine vollständige Apnoë hervorruft, auch wenn die Luft eine solche bewirkt, scheint Luciani dafür zu sprechen, daß der Sauerstoff erregend auf die peripheren Enden der Vagi einwirkt, so daß andere

Zentren reflektorisch in Tätigkeit versetzt werden, durch deren Einfluß die Hemmungswirkung auf die Atemzentren zum Ausfall kommt (s. die oben erwähnte Unruhe; die andere Möglichkeit, daß der Tonus oder die zentripetalen Fasern der Vagi gelähmt werden, würde weniger wahrscheinlich sein). —

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen LUCIANIS und BORDONIS sind den weiteren Forschern auf dem Gebiete der Atmung der Vögel unbekannt geblieben (die neueren italienischen Forscher ausgenommen) und so ist auch die Auffassung der Atemeinstellung nach



Fig. 180.



Fig. 181.



Fig. 182.

Figg. 180—182. Wirkung der kontinuierlichen Lungenventilation mit Sauerstoff bei Tauben (nach LUCIANI, 88, und BORDONI, 19). Fig. 180. Ventilation mit Sauerstoff von *V* bis *C* bei 1 mm Hg Druck. Fig. 181. Dasselbe bei 2 mm Hg. Fig. 182. Dasselbe wie Fig. 181.

künstlicher Ventilierung davon unberührt geblieben. Soum (126) z. B. berichtet einfach über unmittelbar auftretende Apnoë bei intermittierender Aufblasung und kleiner Ausführungsöffnung in der Thoraxwand (bei kontinuierlichem Strome blieb anhaltende Blähung bestehen), dagegen bei breiter Eröffnung der hinteren Luftsäcke über Persistenz kleiner Thoraxverschiebungen auch während starker intermittierender Aufblasung; weiter gibt er — augenscheinlich ebenfalls in Uebereinstimmung mit Lucianis Standpunkt — an, daß schwache Luftströmung keine Apnoë bedingt. Sonst bemerkt er, daß sich die Apnoë noch einige Sekunden nach Einstellung des Luftstromes erhält; die Apnoë soll durch eine tiefe Exspiration eingeleitet werden, und die Exspirationsstellung während der ganzen Dauer der künstlichen Ventilation bestehen (während der normalen Atmung soll keine solche maximale Kontraktion auftreten). — Baer (4) hat bei der Krähe sowohl bei Einblasung in die Luftröhre als auch umgekehrt in den Humerus oder in die postthoracalen Luftsäcke Apnoë ohne jedes Mißbehagen beobachtet, bei der Taube, deren Schnabel gegen einen starken Luftstrom gehalten wurde, Verlangsamung und äußerste Abflachung des Atemrhythmus während einer halben Stunde ebenfalls ohne jedes Zeichen von Unbehagen. Dieser letzteren Beobachtung gegenüber, durch welche Baer seine Angabe über die Apnoë während des raschen Fluges stützt (s. p. 912), hat Nagel (100) Bedenken geäußert: eine solche passive Durchlüftung wäre doch nur bei Vorhandensein einer Gegenöffnung möglich. Er selbst (101) hat (ähnlich wie Schultz, 121) bei künstlicher Ventilation (bei etwa 10 mm Hg Druck) Atemeinstellung und gleichsam an Narkose erinnernde Ruhe gesehen (es wurde hierbei schwache Kurarisierung angewendet).

Siefert (125), dem Bieletzkys sowie Lucianis und Bordonis Versuche unbekannt waren, geht auf die Versuche mit Apnoë nicht näher ein, führt aber gelegentlich seiner wenigen Versuche über die physiologische Reizung der Vagi an (s. auch p. 925), daß bei Aufblasung von der Trachealkanüle langandauernde exspiratorische Stellung des Kehlkopfes hervorgerufen wird, worauf die folgenden Respirationen stark verlangsamt sein sollen, wogegen nie eine Beschleunigung als Nachwirkung auftrat: er hält die Erscheinung aber für einen Reflex, der auch bei stark dyspnoischen Tauben vorkommt (der Luftstrom kann so schwach sein, daß die respiratorischen Hohlräume kaum stärker als normal ausgedehnt werden); nach der Sektion der Vagi ist diese Erscheinung dauernd beseitigt. Auch nach der Zerstörung der Luftsäcke soll diese Hemmung der Atembewegungen zustande kommen, ohne daß sich die Lungen überhaupt merklich erweitern, ja es soll sogar der Atmungsstillstand vielleicht noch wesentlich leichter eintreten; zugleich soll hier sowohl die Einblasung als auch die Aussaugung gleichsinnig wirken. Diese beiden Umstände — bemerkt er ausdrücklich — vermag er sich vorderhand nicht zu erklären. — Ueber Bourgeois' Erfahrungen über die „apnoisierende" Wirkung der künstlichen Ventilation s. schon p. 930.

Auf diese Beobachtungen Sieferts ist wiederum Grober (62) eingegangen (s. auch p. 930) und hat durch wiederholte Versuche die zuletzt angeführte Angabe Sieferts vollkommen bestätigt; die Atmung soll nach dem Aufhören der Ventilation erst nach einer Pause von mehr oder minder beträchtlicher Dauer erscheinen, während

deren das Tier vollkommen ruhig daliegt, in einem Zustande, welcher mit der durch lebhafte künstliche Ventilation herbeigeführten Blutapnoë der Säugetiere die größte Uebereinstimmung zeigt; nun erkennt zwar GROBER an, daß das fast sofortige Eintreten des Atemstillstandes beim Durchblasen auf eine reflektorische Hemmungswirkung hinweist, meint aber demungeachtet, daß die wesentlichste Ursache des Aufhörens der spontanen Atmung ein apnoischer Zustand bildet, welcher sich da sehr rasch entwickelt. Durchschneidet man nach Eröffnung der Luftsäcke auch noch beide Vagi, so läßt sich mit aller nur wünschenswerten Sicherheit feststellen, daß die nun enorm verlangsamte, aber dafür bei jeder Einzelatmung um so schärfer ausgeprägte Kehlkopfatmung bei Einblasen oder Aussaugen von Luft nach wie vor dauernd gehemmt wird. Man hat dabei vielfach Gelegenheit sich durch direkte Beobachtung davon zu überzeugen, wie rasch selbst beim Einblasen der CO_2-reichen Exspirationsluft (des Menschen) sich die Arterialisation des Blutes vollzieht, indem während der unter den gegebenen Verhältnissen außerordentlich starken Vagusdyspnoë die bläulichrote, verfärbte Schleimhaut in der Umgebung der Glottis und der Zunge sich fast hellrot färbt, sobald man mit dem Blasen (oder Saugen) beginnt. — Auch die an vorletzter Stelle angeführte Beobachtung SIEFERTS ist von GROBER völlig bestätigt worden: die nach umfänglichster Eröffnung der Bauchhöhle und Zerstörung aller erreichbaren Luftsäcke beim Einblasen oder Aussaugen durch die Trachea erfolgende Hemmung der Atemzentrumtätigkeit ist ungleich stärker und vor allem dauernder, als beim normalen Tiere (s. auch bei BAER); an dem Erfolg des Versuches wird nichts geändert, wenn beide Vagi durchtrennt werden. In der Hauptsache muß also diese Apnoë als durch ausgiebige Arterialisation bedingt angesehen werden, was der Verf. durch den eigentümlichen Bau der Vogellungen genügend erklärt findet (s. p. 896).

An LUCIANI und BORDONI, sowie an NAGEL und GROBER haben dann TREVES (135) mit MAIOCCO ihre Untersuchungen angeschlossen. NAGEL gegenüber konnte TREVES bei kontinuierlicher Lufteinblasung vom Humerus in die Trachea oder vom Larynx in die eröffneten Luftsäcke hinein bei mäßig (sogar auch bei tief) narkotisierten Tauben keine so andauernde Aufhebung des Atemrhythmus bewirken, daß man auf einen wahren apnoischen Zustand des zentralen Atemmechanismus schließen könnte, ja einige Umstände — Verschwinden der Apnoë bei fortgesetzter Insufflation, dyspnoische Atmung (große Exkursionen bei der Norm gegenüber verminderter Frequenz) nach Unterbrechung der Durchlüftung vor dem spontan erscheinenden Atemrhythmusbeginn usw. — sprechen sogar gegen das Vorhandensein einer wahren Apnoë, und der Autor wäre daher geneigt die Ateméinstellung mit den plötzlichen Druckänderungen des Ventilationsstromes in Beziehung zu bringen. Es läßt sich nachweisen, daß je nachdem der Vogel (Taube, Huhn) den Ventilationsstrom frei durchgehen läßt oder Widerstand leistet (bei kräftigen Tieren), sehr abweichende Ergebnisse zustande kommen, auch bei im übrigen einwandfreier Versuchsanordnung: aber auch bei freiem Durchgange des Luftstromes bestehen während der, bald oder allmählich, erscheinenden „Apnoë“ schwache Respirationszillationen, so daß es sich wohl nur um mechanische Behinderung der Atemexkursionen handelt. Eine

Aspiration vom Humerus aus bringt gewöhnlich nur die Erschlaffung des Thorax zustande mit Atemeinstellung, nach welcher Dyspnoë hervorbricht; kombinierte Aspirationsinsufflation ist, auch bei einem Druck von 40 mm Hg, also bei reichlicher Durchlüftung, gewöhnlich von regelmäßigem langsamem Atemrhythmus begleitet, während nach Tracheaverschluß unter demselben Drucke, trotz der Asphyxie, die Atemlosigkeit andauert, usw. Auch nach der Vagotomie (Truthahn) werden ähnliche Verhältnisse verzeichnet; die Verminderung oder Einstellung derAtembewegungen während der kontinuierlichen Durchlüftung scheint überhaupt keine regelmäßige Beziehung zur Druckhöhe und Ausgiebigkeit der letzteren und zu dem mehr oder minder eupnoischen Atemstadium des Vogels zu besitzen. Auch bei der ausgiebigsten beständigen Insufflation [bei möglichst geringsten Störungen der mechanischen Respirationsverhältnisse (Gänse)] soll aber nach Treves eine solche Sauerstoffversorgung des Blutes, welche einen dauernden und vollständigen Atemstillstand bedingen würde, nicht stattfinden.

Endlich sind noch aus der letzten Zeit (1911) zwei Arbeiten zu erwähnen, von denen die Veitsche an Nagels Angabe sich anschließt, ohne die Analyse der Erscheinung weiter auszuführen, während die von Foà einen wichtigen Fortschritt bedeutet.

Veit (138, s. auch Winterstein, 145) hat nämlich andere Ziele verfolgt: er wollte die Erregbarkeit der Nervenzentren überhaupt während der Apnoë ermitteln (s. bei den Säugetieren); er hat dabei Nagels Methode benützt (s. oben): die Lufteinblasung durch den eröffneten Humerusknochen führte sehr bald Apnoë herbei, welche bis 45 Sekunden andauerte: vor der künstlichen Ventilation waren die Tauben munter und reagierten auf alle Reize prompt, bald nach dem Beginn derselben verfielen sie in einen schlafähnlichen Zustand, doch ließ sich keine reflexhemmende Einwirkung nachweisen, so daß die Beeinflussung des Atemzentrums durch die apnoisierende Ventilation als eine ganz spezifische anzusehen wäre, und zwar — worüber mehr bei den Säugetieren bekannt ist — soll nicht einmal das Atemzentrum in seinem ganzen Umfang dieser Wirkung unterliegen, sondern nur vor allem seine automatische Tätigkeit: diese spezifische Wirkung würde eine biologisch wichtige Reaktion des Atemzentrums im Dienste der Atmungsregulation darstellen.

Nach Foà (50, 51) handelte es sich darum, die Natur der bei den Vögeln während der künstlichen Ventilation auftretenden Apnoë zu erforschen; er hat an Bordonis Versuche angeknüpft und zuerst seine Ergebnisse, daß bei heftiger Einblasung augenblicklich, bei allmählicher stufenweise sich Atemruhe einstellt, beim Truthahn (mit eröffneten thoracalen und abdominalen Luftsäcken) bestätigt, und zwar auch bei Verwendung von reinem Sauerstoff. Er findet auch in Uebereinstimmung mit Bordoni sowie Treves, daß die Atmung sogleich mit Einstellung der Einblasung wieder erscheint, den Fall ausgenommen, daß die abdominale Oeffnung für den Luftstrom nicht genügend weit ist: hier kann die Atemeinstellung die künstliche Ventilation überdauern, doch werden dabei schon Anzeichen von Erstickung wahrgenommen.

Auf die letztere Weise läßt sich begreifen, daß (s. z. B. Grober, Treves) die Atmung schon während der Einblasung sich einstellt und sogar dyspnoisch ist: es wird die reflektorische Hem-

mung durch asphyktische Reizung überwunden. Auch wenn der Vogel sichtlich asphyktisch ist, braucht der Beginn der Atmung keine Dyspnoë aufzuweisen, eben wegen der Persistenz der peripheren Vagusreizung, welche erst allmählich verschwindet; dafür zeugte auch die die Unterbrechung der künstlichen Ventilation mit CO_2-haltiger Luft überdauernde Atemeinstellung, während welcher an dem Vogel deutliche Asphyxieanzeichen vorhanden waren (l'animale boccheggiava, stralunava gli occhi, cercava di agitarsi e il colore dei bargigli era azzurrognolo). Auch mit einem Wasserstoffstrom wurde sogleich Apnoë erzielt, aber bald fing wieder die Atmung an und wurde stark dyspnoisch (mit allgemeinen Abwehrbewegungen bis Krämpfen), was längere Zeit nach Unterbrechung der Einblasung andauerte; nachher gelang es erst nach einigen Minuten bei Durchlüftung Atemeinstellung hervorzubringen, obwohl anscheinend schon normaler Atemrhythmus vorhanden war; Foà meint, daß die Krämpfe nicht bloß asphyktisch waren, sondern daß der Wasserstoff die Reizbarkeit des Zentralnervensystems erhöht hat; jedenfalls läßt sich die anfängliche Apnoë nicht durch Entfernung des Kohlendioxyds aus dem Blute erklären.

Die Durchtrennung der Vagi während der Apnoë hat nicht immer Unterbrechung der Apnoë zur Folge, sondern es können in dem Momente 1—2 Atemakte erscheinen (s. aber Lucianis Ansicht); Foà hebt eben hervor, daß nebst den Vagi noch andere Nerven als Reizerwecker in Betracht kommen; deswegen kam bei Grober und Treves auch nach der Vagotomie bisweilen Apnoë bei der Einblasung zustande. Doch konnte Foà bei vagotomierten Tieren auf keine Weise Apnoë hervorrufen (nicht einmal nach 24 Stunden, s. dagegen bei Säugetieren).

Allerdings wird bei der Insufflation unter Umständen eine ausgiebige Hämatose bewirkt, so daß auch bei sehr langer Apnoë keine Asphyxieanzeichen auftreten, aber diese Apnoë muß für eine „Apnea da vaghi" gehalten werden. Daß während der Durchlüftung ein ausgiebiger Gaswechsel besteht, erhellt aus einem Versuche, bei dem 95 Proz. Sauerstoff und 5 Proz. CO_2 durchgeleitet wurde: der erregende Einfluß des letzteren siegte über die Vagushemmung.

Foà hat endlich Blutanalysen (Arterienblut) beim Truthahn vor der künstlichen Ventilation, 20 Sekunden nach dem Beginn der Apnoë und nach weiteren 20 Sekunden ausgeführt (dabei waren gar keine asphyktischen Erscheinungen vorhanden, nach Unterbrechung der Einblasung erschien die Atmung stufenweise): er fand 1. 14,9 Proz. O_2, 42,7 Proz. CO_2; 2. 12,5, 43,9; 3. 11,7, 45,5. Es hatte sich also die Menge des Sauerstoffes etwas verringert und die Menge des Kohlendioxyds etwas vergrößert. Demnach läßt sich den Blutgasen kein Anteil an der Apnoë zuschreiben.

Aus dem Angeführten ist zu ersehen, daß die während der kontinuierlichen Durchlüftung des Atemapparates der Vögel zustande kommende Apnoë wesentlich reflektorischer Natur sein dürfte, obwohl doch auch gewisse Andeutungen dafür sprechen, daß teilweise auch noch die Sauerstoffanreicherung des Blutes Anteil daran nehmen kann. Es ist möglich, daß erst durch vergleichende Versuche an Repräsentanten verschiedener Familien, wo große Verschiedenheiten in der Ausbildung des Atemapparates vorkommen, diese Verhältnisse gründlich klargelegt würden, denn

schon unter den wenigen angeführten Versuchsvögeln kamen große Unterschiede zum Vorschein. Es ist weiter wahrscheinlich, daß auch erst durch intermittierende künstliche Ventilation, auf die bei den Säugetieren benützte Art, eine wahrhafte Apnoë durch „Hyperarterialisation“ hervorgerufen werden würde, wogegen die kontinuierliche Luftdurchführung unter Umständen zwar eine ausreichende mechanische Reizung, dagegen keine ausgiebige Sauerstoffanreicherung bedingt. Weiter ist auch noch die meistens nur vermutete, aber ungenügend erforschte Apnoë während des Fluges (resp. während der künstlich hergestellten Bedingungen, wie sie etwa beim Fluge vorkommen) zu erforschen.

Der Anteil des Kohlendioxyds im Blute der Vögel an der Regulation der Atemzentrumtätigkeit ist bis in die jüngste Zeit nur ungenügend erforscht worden; es pflegt im ganzen vorausgesetzt zu werden, daß bei den Vögeln ähnliche Verhältnisse herrschen wie bei den ebenfalls homoiothermen Säugetieren. Neuerdings ist aber eine sehr interessante Arbeit von ORR und WATSON (103) erschienen, nach welcher bei Einatmung von 5—20 Proz. CO_2 enthaltender Luft bei den (tracheotomierten) Enten (und auch bei Hühnern) verlangsamter Atemrhythmus, bis sogar völlige Atemeinstellung resultiert; bei gewissen CO_2-Mengen wird die Amplitude der Atemakte zwar vergrößert, aber ohne daß man von einer Kompensation der verkleinerten Frequenz reden könnte; Kontrollversuche mit Kaninchen unter denselben Versuchsbedingungen haben typische Frequenz- und Intensitätsdyspnoë ergeben. Auch nach Ausschaltung der Narkose (die den Atemrhythmus verlangsamen kann) — in Versuchen an decerebrierten Enten — wurde der gleiche Erfolg beobachtet; dasselbe gilt auch für Versuche mit Atmung durch die natürlichen Luftwege. Um zu ermitteln, ob es sich um einen direkten Einfluß des Kohlendioxyds auf das Atemzentrum oder um die Vermittelung des Vagus handelt, haben die Verff. einerseits Vagotomieen ausgeführt, ohne aber infolge der dadurch hervorgebrachten Unregelmäßigkeit der Atmung usw. klare Ergebnisse erhalten zu können, andererseits Injektionen von Milchsäure verwendet, deren Einwirkung (wie überhaupt der Einwirkung von Wasserstoffionen) von manchen Autoren der dyspnoische Effekt der Sauerstoffentziehung zugeschrieben wird: bei den Enten trat dabei oft ebenfalls Atemhemmung auf, wie bei CO_2-Applikation (in den Kontrollversuchen an Säugetieren aber bestand Dyspnoë); doch sind noch weitere Untersuchungen erforderlich (wegen der großen Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Tiere).

Diese Ergebnisse würden also eine große Abweichung der Reaktionen des Atemzentrums der Vögel von dem der Säugetiere bedeuten und verdienen volle Aufmerksamkeit (allerdings hat FOÀ mit 5 Proz. CO_2 bei 95 Proz. O_2 während künstlicher Durchlüftung — statt Apnoë — starke Dyspnoë erhalten, die er von zentraler Reizwirkung ableitet, s. p. 938). Zugleich erinnern sie lebhaft an die von BABÁK (p. 840) bei den Panzerechsen sichergestellten Verhältnisse, wo zum Unterschiede von der mächtigen dyspnoëerregenden Kohlendioxydeinwirkung bei den Lacertiliern nur hemmende Effekte nachgewiesen werden konnten (s. p. 837 f.).

Im Verhalten des Zentralnervensystems der Vögel gegenüber Erstickung bestehen große Unterschiede, welche sich nur teilweise durch spezielle Einrichtungen

(Menge des Blutes, nach Untertauchen erfolgende Bewegungslosigkeit usw.) erklären lassen, und hauptsächlich wohl durch Eigenschaften der nervösen Apparate bedingt sind; s. P. Bert (11), Richet (113—115), Stübel (130b) usw. Es wäre vielleicht von großer Bedeutung die Regulationsverhältnisse der Atemzentren zu untersuchen einerseits bei Vögeln, die in wenigen Sekunden im Sauerstoffmangel eingehen, andererseits bei solchen, die, wie z. B. die Eiderenten, bis 7 Minuten lang unter der Wasseroberfläche zu verweilen pflegen (s. Brehm, 22, und angeblich bis 120 m tief untertauchen können). — Ueber das Luftholen der Pinguine usw., s. ebenfalls bei Brehm.

Zur Physiologie der Luftwege.

Der Atemstrom geht in der Regel durch die Nasengänge hindurch, bei geschlossenem Schnabel (Pagenstecher, 104): bei heißer Luft und bei Krankheiten aber steht der letztere offen.

Nach Baer (4) sind die Nasenlöcher der Vögel so beschaffen, daß „sich beim Fluge die Luft in ihnen fangen muß“: schief nach vorn und außen gerichtet sind sie verhältnismäßig groß und bei manchen großen Fliegern (*Procellaria* usw.) in eine Röhre mit vorstehenden Rändern verlängert (s. auch *Diomedea*). Schulze (122) bemerkt ebenfalls, daß diejenige Stellung der Nasenlöcher, wie sie bei den anhaltend gegen den Wind fliegenden Turbinares, *Albatros*, *Procellaria* u. a. vorkommt, zu dem Atemgeschäft beim Durchschneiden der Luft in Beziehung zu bringen ist.

Bei den Tauchvögeln kann an den Nasenlöchern eine spaltförmige Einengung bis sogar gänzlicher Verschluß derselben vorkommen: so ist z. B. der Längsspalt bei den Reihern sehr eng, bei den Pelikanen und einigen Arten von *Sula* scheinen die äußeren Nasenlöcher im ausgewachsenen Zustande gar nicht mehr geöffnet zu sein, indem die Schnabelhaut und ihre Hornbildungen sie überwuchern (die Lücke in den Skeletteilen bleibt erhalten), so daß hier das Riechen nur vom Schlunde aus durch die Choanen stattfindet; bei *Sula* sollen die hinteren Oeffnungen der Nasengänge zusammenfließen (Pagenstecher).

Pycraft (112) hat sich eingehend auch mit der Entwicklung des Nasenverschlusses beschäftigt, und bemerkt, daß man zwar den Nasenverschluß der Kormorane und Pinguine, und auch den der Tölpel (gannet) und Pelikane auf die erwähnte Weise auffassen kann, daß aber auch bei dem Phaethon und Eisvogel ähnlich wie bei den vorher angeführten Vögeln, eine Nahrungssuche unter Wasser stattfindet, und die letzteren doch offene Nasenlöcher besitzen [ebenso die Lummen (guillemot), Schermesserschnäbler (razor-bill), Steißfüße (grebes) und viele Arten von Enten]. Man müßte da also andere Mechanismen voraussetzen, durch welche der Verschluß der (offenen) Nasengänge im Wasser ermöglicht wird.

Bei den Sturmvögeln treten röhrige, auf dem Schnabelrücken vereinigte Aufsätze auf den Nasenlöchern auf, die durch eine besonders stark entwickelte Nasendrüse geschmiert und gegen das Wasser gesichert werden (bei *Fulmarus giganteus* soll das Nasenrohr zwei Zoll lang sein, Pagenstecher). Diese röhrenartigen Gebilde wie sonst auch die Federn oder Borsten dienen zum Schutz gegen Fremdkörper.

Göppert (61) weist nach, daß bei Vogelarten mit spaltförmiger langer Choane (es sind dies die meisten) ihr vorderer Teil durch die Zunge geschlossen wird, wobei die Grenzleiste mitwirkt, die den Konturen der Zunge entspricht und sich ihren Seitenrändern anschmiegt. Nur der hintere erweiterte Teil der Choane dient als Luftweg, dicht darunter liegt die Kehlkopföffnung; lateral von der Zunge wird der den Kehlkopf bergende Teil der Kopfdarmhöhle gegen die Mundhöhle durch die Schleimhautfalten, hinten gegen den Oesophagus durch die Pharynxfalten abge-

schlossen: die Bahn für die Atemluft ist also genau abgegrenzt; selbst bei nicht fest geschlossenem Schnabel kann durch Heben des Mundbodens die Nasenhöhle als Atemweg dienen.

Bei der Inspiration weichen die Plicae ary-epiglotticae ein wenig auseinander, bei der Exspiration nähern sie sich wieder etwas (Zander, 146; Knoll, 78; Siefert, 125; Baer, 4) um aber durchwegs einen relativ weiten Spalt offen zu lassen. Die Kadaverstellung des Kehlkopfes ist bei den Tauben, wie bei den Reptilien und Säugetieren, eine Oeffnungsstellung. Bei den Atembewegungen handelt es sich höchstwahrscheinlich um eine entsprechende Schwingung der Plicae ary-epiglotticae um eine Mittellage.

Der Kehlkopf als ganzes zeigt normalerweise bei der Respiration keine Lageveränderung (bei jungen erregten Tieren erscheint zuweilen vorübergehend ein sehr kräftiges Muskelspiel am Kehlkopf); s. aber gleich weiter.

In Knolls Versuchen veränderten die Plicae nach der beiderseitigen Vagotomie (einseitige Operation ist ohne Einfluß) ihr Verhalten auffällig, indem sie sich bei der Inspiration weit voneinander entfernten, bei der Exspiration aber dicht aneinanderlegten, um in der Regel erst zu Beginn der Inspiration mit einem gewaltigen Ruck auseinanderzuweichen; dieser Bewegungstypus bleibt gewöhnlich bis zum Lebensende erhalten. Abweichend von Zander, dessen Ansicht über die Ausschaltung vermeintlicher „von rückwärts verlaufenden Vagusfasern“ er für grundlos hält, erklärt Knoll diese Bewegungen lediglich als dyspnoische Steigerung der normalen Stimmbandexkursionen: damit steht im Einklang, daß bei den vagotomierten Tauben sogar der ganze Kehlkopf bei der Inspiration gegen den Schnabel emporsteigt usw. (Aehnliches zeigen auch unverletzte dyspnoische Vögel; auch weites Oeffnen des Schnabels, Vorstrecken des Halses usw. kommt in der ersten Zeit nach der Operation, und später bei entzündlichen Prozessen in den Lungen wiederum vor).

Schon Billroth (17) hat nach der Vagotomie bei den Vögeln keine Larynxlähmung nachweisen können.

Boddaert (18) hat berichtet, daß der Kehlkopf der Vögel vom IX. N. und zwei hoch oben abgehenden Vaguszweigen innerviert wird, wogegen Knoll bei Tauben und Hühnern in der Höhe des Zungenbeines nur einen stärkeren Ast vom XII. und einen feineren vom X. N. zum Kehlkopf verfolgen konnte; auch Gadow 58) gibt als den Hauptnerven des Larynx den N. laryngeus hypoglossi an.

Weitere Untersuchungen Couvreurs (31, 32) und Sieferts scheinen im wesentlichen Knolls Ergebnisse zu bestätigen (Couvreur meint, daß die Glottis höchstens nach der Durchtrennung der Vagi dicht am Ausgange aus dem Schädel paralysiert würde, er berichtet von einer hohen Anastomose des X. und IX. N., und unterscheidet die verschiedene Wirkung des N. lar. sup. und des Vagus auf die Atmung, s. p. 924; Siefert findet nach einseitiger Vagotomie keine Störung der Kehlbewegungen und vergleicht das Verhalten der Glottisränder nach der beiderseitigen Operation mit den von der Kehlkopfschleimhaut ausgelösten Reflexbewegungen oder mit Hustenbewegungen; nachdem sie schon während der Pause zitternd auseinandergewichen sind, stellen sie sich bei der Inspiration in die maximal geöffnete

Lage, was SIEFERT ebenfalls als Folge der Dyspnoë auffaßt — auch bei normalen Tieren mit zugeklemmter Luftröhren tritt ein ähnliches Verhalten auf; bei der Reizung des zentralen Vagusstumpfes sah er ein mit Stillstand der Atembewegungen in Exspirationsstellung einhergehendes festes Aneinanderschließen der Plicae, bei starker Reizung stoßweise heftige Gegenbewegungen derselben, anscheinend an die Hustenstöße gebunden).

Bei jungen vagotomierten Enten berichtet P. BERT (11) über starke inspiratorische Annäherung der Glottisränder des noch zu nachgiebigen Larynx, wodurch die Trachea verstopft und rasche Erstickung herbeigeführt werden soll; es ist allerdings nicht nötig seinen Schluß anzuerkennen, daß es sich dabei um Durchtrennung der dilatatorischen Nervenbahnen im Vagus handelt.

Die Luftröhre ist bei vielen Vögeln weit länger als der Hals (*Lamellirostres, Pelargi, Grus, Limicolae, Rasores*, einige *Passeres*), und zeigt daher eine mehr oder weniger große Anzahl von Windungen (s. z. B. MILNE-EDWARDS (96), HILZHEIMER-HAEMPEL, 70), welche (Kraniche, Schwäne) teilweise in das Brustbein hinein oder vor den Brustmuskeln unter die Haut — bis sogar in die Beckengegend — reichen können. Dadurch ist allerdings der schädliche Raum sehr vergrößert, und man hat damit wiederum die Einrichtung des Luftsackapparates in Beziehung zu bringen versucht (s. p. 909). Die funktionelle Bedeutung dieser Verlängerungen der Trachea ist nicht bekannt (man denkt meistens an eine Anfeuchtung der trockenen Einatmungsluft oder eine Modulation der Stimme u. a.). Bisweilen kommen (vereinzelt oder doppelt) an irgendeiner Stelle der Luftröhre mehr oder minder große Erweiterungen vor. Nach MILNE-EDWARDS besitzt der Kasuar kein dauernd offenes Lumen in der Luftröhre, sondern die Wände sollen ganz schlaff sein; bei den Schwänen wiederum sind die Ringe verknöchert u. dgl.; beim Emu sind 15 bis 16 Ringe vorn gespalten, so daß diese Gegend zu einer großen Blase aufgebläht werden kann (s. BREHM, 22). Ueber die oft sehr weit reichende Septumbildung in der Luftröhre s. bei MILNE-EDWARDS. — Ueber den Syrinx s. dies. Handb. III, p. 294.

Zur Ontogenese der Atembewegungen.

Von den Bewegungen des Embryos, welche PREYER (111) nach fremden und eigenen Erfahrungen zusammengefaßt hat, müssen insbesondere rhythmische hervorgehoben werden. Es soll zuerst BEGUELIN am 6. Inkubationstage „eine schwebende Bewegung des ganzen Körpers“ wahrgenommen haben (die er irrig für „mit der Bewegung der Pulsader“ übereinstimmend hielt, während es sich umgekehrt um Verbiegungen der großen Gefäße infolge dieser Schaukelbewegungen handelte). Dann hat v. BAER die pendelnden durch Amnionkontraktionen bedingten allgemeinen Bewegungen am 7. Tage beschrieben (die er in der Ruhepause durch mechanische Reize wieder auslösen konnte), am 8. Tage war das Schaukeln sehr lebhaft, später weniger, während andere Bewegungen stärker auftraten; am 14.—16. Tage aus dem Ei genommen machte das Hühnchen schnappende Atembewegungen; v. BAER hat außer von den Amnionbewegungen noch von einem Anteile des Embryo selbst an diesen Erscheinungen gesprochen, REMAK, Ueber die Zusammenziehungen des Amnions, MÜLL. Arch., Bd. 21, 1854, p. 369 aber hat sie nur abwechselnd vom vorderen und hinteren Teile des Amnions abgeleitet. Nach REMAK (112a) findet zuweilen zuerst eine stürmische wellenförmige Bewegung statt, um allmählich der ruhigen rhythmischen Zusammenziehung Platz zu machen; die letztere dauert an einer Amnionshälfte nahezu 1 Sekunde und wiederholt sich bis zwölfmal und darüber. Es handelt sich um Muskelzüge (ohne Nerven), die am Nabel aufhören, und auch an ausgeschnittenen Stücken auf Reize sich zusammenziehen. REMAK meinte, daß

dieses Pendeln erst nach Luftzutritt erscheint, aber Vulpian (142a) hat es auch im uneröffneten Ei bei Erwärmung gesehen (etwa 10—20mal in 1 Minute am 6. bis 8. Tage, am 6. Tage nicht völlig regelmäßig oder auch regelmäßiger, später hindert die wachsende Undurchsichtigkeit die Beobachtung). Eingehende von Preyer ausgeführte Untersuchungen haben ergeben, daß ausnahmslos die aktiven Bewegungen des Embryos (schon am 5. Tage) das primäre sind; der Embryo gibt dadurch den Anstoß zur Kontraktion, wird durch diese (samt der Flüssigkeit) gegen das ruhende Ende des Amnion passiv fortgeschleudert usw.; sowohl am intakten, als auch am erwärmten geöffneten Ei verläuft die Erscheinung gleich. Vom 5. bis zum 8. Tage tritt das Schaukeln mit steigender Energie in ungleichen Intervallen auf, meist finden etwa 8 Schwingungen in der halben Minute um seinen Nabel als festen Punkt statt. Die Erregbarkeit des Amnion scheint am 11. Tage maximal zu sein, später werden die Schwingungen seltener und träger, es besteht mehr ein ruhiges Wogen, bis in den letzten Tagen der Inkubation überhaupt kein Amnionschaukeln mehr erfolgt — es würde da auch an Platz dazu fehlen. — S. neuerdings auch bei Verzár (139). Es läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob durch diese Bewegungen der Gaswechsel nennenswert gefördert wird; es würde sich empfehlen, spezielle Untersuchungen darüber anzustellen.

Nach Vulpian erscheinen nach Eröffnung vom 10. und 11. Tage an allgemeine Bewegungen und namentlich Inspirationsversuche: der Fötus öffnet den Schnabel, hebt den Kopf empor und sucht den Brustkorb zu dilatieren; vielleicht ist die Kälte der Auslösungsreiz, und zwar würde sie vermittelst der Allantoisgefäße einwirken, denn der Fötus ist durch die Membranen und Flüssigkeit weitreichend geschützt. Preyer hat im Embryoskop unter anderem am 20. Tage Atembewegungen im völlig unversehrten Ei gesehen; in den Fällen, wo 1 Tag oder 2 Tage vor dem Ende der Brütezeit das Hühnchen im unverletzten Ei piept, muß es mit dem Schnabel die Allantois durchbohrt haben und in die Luftkammer eingedrungen sein, aber die Schale kann auch bei unverletztem Septum zwischen Hühnchen und der Luftkammer gesprengt werden. Infolge der Abnahme der Allantoiszirkulation und der Füllung der Dottergefäße sollen die Ansprüche an die Lungen steigen, welche schließlich die erforderliche Sauerstoffmenge durch die Schale hindurch nicht mehr beschaffen können. Es tritt also Sauerstoffmangel ein, „dadurch größere Erregbarkeit des Respirationszentrums, dadurch verstärkte Atembewegungen durch die peripheren Reize (Reibung an der Innenwand des Eies und der Körperteile aneinander), Zusammenziehungen akzessorischer Inspirationsmuskeln“, bis endlich durch wahrscheinlich krampfhafte Kopfbewegungen die brüchig gewordene Schale gesprengt wird; durch Wiedereintritt der Atemnot bei Drehungen des Kopfes soll die Sprengung fortgesetzt werden.

Es ist mir nicht bekannt, ob irgendwelche systematische Versuche über die Ontogenie der Atembewegungen im Ei vorliegen; sie könnten für die Lehre von der Physiologie des Atemzentrums sehr wichtig sein.

Bei Pott (110) wird gelegentlich seiner Sauerstoffversuche berichtet, daß ein 10 Tage altes Huhn 106 (99—118) Atembewegungen in 1 Minute aufweist, das ausgeschlüpfte 118 (111—130); das letztere „atmet lebhafter“. Im Sauerstoff soll Unruhe erscheinen (s. übrigens Cl. Bernards (10) Angabe über die reizende Einwirkung des Sauerstoffes auf die Vögel).

Die physikalisch-chemischen Data s. in diesem Teile des Handbuches p. 232. Wir möchten noch Pott (110) und Preyer (111) anführen; über die Folgen der partiellen Unterdrückung des Gasaustausches nach Firnissen etc. der Eioberfläche s. daselbst, insbesondere aber bei Düsing (43). — Preyer bemerkt, daß gute Bruthennen täglich die Eier umlegen; auch sonst findet man ähnliche Beobachtungen, s. Pycraft (112) und besonders bei Doflein (36).

Ueber das Vorkommen der sogenannten Kehloscillationen.

Von besonderer Bedeutung ist HEINEMANNS (67) Angabe, daß bei einem mexikanischen Hühnervogel, Penelope sp., „oscillatorische Kehlbewegungen“ vorkommen, welche der Autor mit den Kehloscillationen der meisten Reptilien und den Kehlatembewegungen der Amphibien identifiziert. Er meint, daß vielleicht bei Penelope eine Beziehung dieser Kehloscillationen (zu dem Gaswechsel oder) zur Förderung der Wärmeabgabe besteht, indem bei diesem Vogel die Kehle nackt und außerordentlich gefäßreich ist; unter gewöhnlichen Verhältnissen wird sie ruhig gehalten, bei starker Hitze aber versetzt sie der Vogel in außerordentlich häufige und lebhafte Bewegungen, so daß der Beobachter unwillkürlich den Eindruck empfängt, es handle sich hier um Beförderung der Abkühlung.

HEINEMANN ist geneigt, in diesem Kehlrhythmus, ebenso wie bei den Reptilien und Amphibien, einen ererbten rudimentären Atemtypus, gleichsam ein Ueberbleibsel des einstigen Kiemenatemzentrums (der larvalen Amphibien und der Fische) zu sehen. Die Vögel, meint er, haben sich frühzeitig von den Sauriern abgezweigt: sollten wir nicht berechtigt sein, diejenigen unter den lebenden für die ältesten zu halten, bei welchen sich rudimentäre Respirationsbewegungen der Kehle finden, die Hühnervögel? Er macht zugleich auf die Ausschmückung des Kopfes mit Kamm, Kehlsack, Kehllappen aufmerksam, wodurch diese Vögel sich an die Eidechsen anschließen.

Leider ist es uns nicht gelungen, weitere Angaben über diesen eigentümlichen Rhythmus bei den Vögeln aufzufinden, und eigene Beobachtungen konnten bisher nicht angestellt werden. Es ist möglich, daß sich der bei den Amphibien und auch bei manchen Reptilien hochentwickelte Kehlrhythmus bei manchen Vögeln erhalten hat; ihn aber mit dem Kiemenatemrhythmus in Beziehung zu bringen, geht nicht an. Unsere Auffassung dieses Kehlatemrhythmus würde sich bei den Vögeln mit derjenigen bei den Amphibien decken: es würde sich um eine (vielleicht bei den Vögeln mit der Wärmeregulation zusammenhängende) funktionelle Neuerwerbung handeln, wobei allerdings der einstige Kehlatemmechanismus der reptilienartigen Vorfahren der Vögel die Grundlage bilden könnte.

Ueber die nach der Vagotomie erfolgenden — gewöhnlich auf den Anfang, zuweilen auch in den Verlauf der Exspiration fallenden — Schluckbewegungen s. bei KNOLL (78).

Literatur.

Vögel.

1. **Albers, J. A.,** *Versuche über das Atemholen der Vögel. Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Tiere, Bremen 1802, p. 109.*
2. **Allen, W.,** *and* **Pepys, W. H.,** *On the respiration of the birds. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1829, p. 207.*
3. **Baer, M.,** *Die Atmung der Vögel. Verhdl. f. vaterl. Naturk. Württemb., Bd. 52 (1896), p. CXXIII.*
4. — *Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61 (1896), p. 420.*
5. — *Zur physiologischen Bedeutung der Luftsäcke bei den Vögeln. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897), p. 282.*

6. ***Baglioni, S.***, *Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Wirbeltiere. Erg. d. Physiol., Bd. 11 (1911), p. 553.*
7. ***Batelli, E.***, *et* ***Stern, L.***, *Excitabilité du nerf vague chez le canard. Compt. rend. Soc. Biol., T. 60 (1908), p. 505.*
8. ***Bergmann, C.***, *und* ***Leuckart, R.***, *Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreiches. Vergl. Anat. u. Physiol., 1852, p. 234.*
9. ***Bernard, Claude***, *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux. T. 2, Paris 1858, p. 426.*
10. — *Leçons sur les effets des substances toxiques et médimencateuses, Paris 1883, p. 129.*
11. ***Bert, P.***, *Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870.*
12. — *Recherches expérimentales sur l'influence que les modifications dans la pression barométrique exercent sur les phénomènes de la vie. Ann. Sc. nat., Sér. 5, T. 20, 1874.*
13. ***Bertelli, D.***, *Contributo alla morfologia ed allo sviluppo del diaframma ornitico. Monit. Zool. Ital., 1898. — Sviluppo dei sacchi aeriferi del pollo. Mem. Soc. Tosc., Vol. 18 (1900). (Siehe bei Müller, 99.)*
14. ***Bieletzky, N. F.***, *Resultate der Messungen der Atemhöhlen der Ente, Charkow 1878. (Siehe bei Müller, 99.)*
15. — *Zur Frage über die Ursache der Atmung. Arb. d. Ges. d. Naturf. b. d. Univ. Charkow, Bd. 14 (1881), p. 215 (russ.). Ref. von Nawrocki, Biol. Ctbl., Bd. 1 (1881), p. 743.*
16. ***Bignon, Fanny***, *Contribution à l'étude de la pneumaticité chez les oiseaux. Thèse Fac. Paris, 1889, und andere Schriften (siehe bei Müller, 99).*
17. ***Billroth***, *De natura et causa pulmonum affectionis, quae nervo utroque vago dissecto exoritur. Inaug.-Diss. Berlin, 1852. (Nach Zander, 146.)*
18. ***Boddaert, R.***, *Recherches expérimentales sur les lésions pulmonaires consée. à la section des nerfs pneumogastriques. Journ. de la Physiol. de l'Homme et des Anim., 1862, p. 530. (Siehe bei Zander, 146.)*
19. ***Bordoni-Uffreduzzi, L.***, *Sull' apnea sperimentale. Lo Sperim., 1888.*
20. ***Boruttau, H.***, *Innervation der Atmung. Erg. d. Physiol., Bd. 1, T. 2 (1902), p. 402.*
21. ***Bourgeois, N.***, *Notes sur l'innervation respiratoire chez les oiseaux. Arch. de Biol., T. 14 (1896), p. 343.*
22. ***Brehms*** *Tierleben, Allgemeine Kunde des Tierreichs, 4. Aufl., Vögel, Teil 1, 1911.*
23. ***Brown-Séquard, E.***, *Experimental and clinical researches on the physiology and pathology of the spinal cord, Richmond 1855, p. 51. — Recherches expérimentales sur la physiologie de la moelle allongée. Journ. de physiol., T. 3 (1860), p. 157.*
24. ***Campana***, *Physiologie de la respiration chez les oiseaux. Anatomie de l'appareil pneumonique pulmonaire, des faux diaphragmes, des sereuses et de l'intestin chez le poulet, Paris, Masson, 1875.*
25. ***Cavalié, M.***, *Effets de la section des nerfs intercostaux sur la respiration des oiseaux. Compt. rend. Soc. Biol., T. 50 (1898), p. 569.*
26. — *Influence des ganglions sympathiques dorsaux sur la respiration des oiseaux. Ibid., T. 51 (1898), p. 798.*
27. — *Contribution à l'étude des nerfs moteurs de la respiration chez les oiseaux. Arch. de Physiol., 1898, p. 584.*
28. ***Colas***, *Essai sur l'organisation du poumon des oiseaux. Journ. Complém., T. 23 (1825), p. 97, 289.*
29. ***Colin***, *Traité de physiologie comparée des animaux, Paris, Baillière, 1873, 1888.*
30. ***Collison-Morley, J. L.***, *The diving powers of gannets (Sula bassana). Zoologist, Vol. 13 (Bibl.).*
31. ***Couvreur, E.***, *Influence du pneumogastrique sur les phénomènes mécaniques et chimiques de la respiration chez les oiseaux. Ann. Soc. Linn. Lyon, T. 38 (1891), p. 33.*
32. — *Pneumogastriques des oiseaux. Thèse Fac. Sc. Paris, 1892.*
33. — *A propos de la note de M. Laborde sur les nerfs sensitifs du réflexe respiratoire. Compt. rend. Soc. Biol., T. 54 (1902), p. 1474.*
34. ***Cuvier***, *Leçons d'anatomie comparée. T. 4 (1803); 2. éd. T. 7 (1840), p. 207.*
35. ***Dieckhoff, J. C.***, *De actione quam nervus vagus in digestionem ciborum exerceat. Diss. Berlin, 1835. (Nach Zander, 146.)*
36. ***Doflein, F.***, *Das Tier als Glied des Naturganzen, Leipzig u. Berlin 1914.*
37. ***Drosier, W. H.***, *On the function of the air-cells and the mechanism of respiration in birds. Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 3, Vol. 17 (1866), p. 313.*

38. **Dubois, R.**, *A propos de la communication de M. J. de Tarchanoff sur les mouvements forcés des canards décapités. Compt. rend. Soc. Biol., 1895, p. 528.*

39. — *Application des rayons à l'étude du mécanisme respiratoire chez les oiseaux. Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S., T. 45 (1898), p. 95.*

40. — *A propos d'une note de M. François-Franck sur la discussion de la théorie classique du fonctionnement des sacs aériens des oiseaux (pigeons). Compt. rend. Soc. Biol., 1906, p. 591.*

41. — *Application de la radiographie à l'étude des mouvements respiratoires en physiologie comparée. Ibid., T. 59 (1907), p. 17.*

42. **Du Bois-Reymond, R.**, *Mechanik der Atmung. Erg. d. Physiol., Bd. 1 (1902), p. 377.*

43. **Düsing, C.**, *Versuche über die Entwicklung des Hühner-Embryo bei beschränktem Gaswechsel. Pflüg. Arch. f. Physiol., Bd. 33 (1884), p. 67.*

44. **Edmonston, L.**, *Ueber die Fähigkeit, welche die Wassersäugetiere und die Wasservögel besitzen, das Atemholen längere Zeit aufzugeben. Fror. Notizen, Bd. 19 (1827), No. 401.*

45. **Eichhorst, H.**, *Die trophische Beziehung der Nervi vagi zum Herzmuskel, Berlin 1879. (Siehe Ctbl. f. d. med. Wiss., 1879, p. 163.)*

46. **Emmert**, *Beobachtungen über einige anatomische Eigenheiten der Vögel. Arch. f. Physiol. (Reil-Autenrieth), Bd. 10 (1811), p. 375.*

47. **Fano, G.**, *et* **Masini, G.**, *Sur les rapports fonctionnels entre l'appareil auditif et le centre respiratoire. Arch. ital. Biol., T. 21 (1894), p. 309.*

48. **Ficalbi, E.**, *Alcune ricerche sulla struttura istologica delle sacche aerifere degli uccelli. Atti Soc. Tosc. Sc. Pisa, Vol. 8 (1885), p. 16.*

49. **Fiori, A.**, *Stud. anat. e fisiol. sulla trachea di Bucephala clangula etc. Atti Soc. Nat. Modena, Vol. 3 (1885). (Bibl.)*

50. **Foà, C.**, *Ricerche sull' apnea degli uccelli. A. Sc. R. Soc. Naz. Vet., 1911. — R. Acc. Sc. Torino, Vol. 46 (1911), p. 13.*

51. — *Recherches sur l'apnée des oiseaux. Arch. ital. Biol., T. 55 (1911), p. 412.*

52. **François-Franck**, *Études graphiques photographiques de mécanique respiratoire comparée. Discussion de la théorie classique du fonctionnement des sacs aériens des oiseaux. Compt. rend. Soc. Biol., T. 2 (1906), p. 174.*

53. — *Études de mécanique respiratoire comparée. Pressions de l'air et ventilation pulmonaire exspiratoire en deux temps chez les oiseaux. Ibid., p. 308.*

54. — *Études de mécanique respiratoire comparée. Analyses graphiques des mouvements du sternum, des côtes et de l'abdomen chez les oiseaux. Ibid., p. 370.*

55. — *Réponse à la note de M. R. Dubois au sujet du fonctionnement des sacs aériens des oiseaux. Ibid., p. 609.*

56. **Fredericq, L.**, *Expériences sur l'innervation respiratoire. Arch. f. Physiol., Suppl.-Bd., Festschrift, p. 58.*

57. **Fuld, L.**, *De organis quibus aves spiritum ducunt. Viceburgae 1816. (Siehe Baer, 4, und Sappey, 118.)*

58. **Gadow, H.**, *Vögel in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6 (1891), p. 713.*

59. **Garrod, A. H.**, *On the mechanism of the gizzard in birds. Proc. Zool. Soc. London, 1872, p. 525.*

60. **Gegenbaur, C.**, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 2, Leipzig 1901.*

61. **Goeppert, E.**, *Ueber die Bedeutung der Lunge für die Entstehung des sekundären Gaumens. Verhdl. Anat. Ges. 17. Vers. 1903, p. 75, und Morph. Jahrb., Bd. 31, p. 311.*

62. **Grober, J. A.**, *Ueber die Atmungsinnervation der Vögel. Pflüg. Arch., Bd. 76 (1899), p. 427.*

63. **Grünwald, J.**, *Plethysmographische Untersuchungen über die Atmung der Vögel. Arch. f. Physiol., 1904, Suppl.-Bd., p. 182.*

64. **Guillot, N.**, *Mémoire sur l'appareil de la respiration des oiseaux. Ann. Sc. nat., 1846, p. 25. — Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Compt. rend. Acad. Sc., T. 22 (1846), p. 208.*

65. **Headley**, *The air sacs and hollow bones of birds. Natur. Sc., Vol. 3 (1893), p. 346. (Bibl.)*

66. — *The respiration of birds. Ibid., p. 28.*

67. **Heinemann, C.**, *Ueber nicht der Lungenrespiration dienende sog. „oszillatorische" Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. Pflüg. Arch., Bd. 34 (1884), p. 275.*

67a. **Hepke, H.,** *Die normale Atemfrequenz unserer Haustiere. Inaug.-Diss., Gießen 1911, p. 62.*

68. **Hertwig, R.,** *Ueber die Atmung der Vögel. 3. Jahrb. d. Ornith. Vereins München f. 1901—1902, München 1903, p. 22.*

69. **Hesse, R.,** *Der Tierkörper als selbständiger Organismus, Leipzig u. Berlin 1910, p. 384.*

70. **Hilzheimer, M.,** *und* **Haempel, O.,** *Handbuch der Biologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1913.*

71. **Hunter, J.,** *An account of certain receptacles of air in birds. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1774, p. 205.*

72. **Huxley, F. M.,** *Reflex postural apnoea in the duck. Journ. Physiol., Vol. 44 (1912), Proc. Physiol. Soc., p. XXIV.*

73. — *On the reflex nature of apnoea in the duck in diving. I. The reflex nature of submersion apnoea. Quart. Journ. exp. Physiol., Vol. 6 (1913), p. 147.*

74. — *Idem. II. Reflex postural apnoea. Ibid., p. 159.*

75. — *On the resistance to asphyxia of the duck in diving. Ibid., p. 183.*

76. **Huxley, J.,** *On the respiratory organs of Apteryx. Proc. Zool. Soc. London, 1882.*

77. **Jacquemin,** *Lettres sur la pneumaticité du squelette des oiseaux. Nova Acta Acad. Nat. Cur., 19. 2. 1842. (Nach Strasser, 130.) Siehe auch Ann. Sc. nat., Zool., Sér. 2 T. 5 (1836), p. 223.*

78. **Knoll, P.,** *Ueber Myocarditis und die übrigen Folgen der Vagussektion bei Tauben. Prager Ztschr. f. Heilk., Bd. 1, p. 180, 254.*

79. **Kohlrausch,** *De avium saccorum aeriorum utilitate, Gottingae 1832. Frorieps Not., Bd. 36 (1833), No. 788, p. 230.*

80. **Langendorff, O.,** *Mitteilungen zur Atmungslehre. 6. Zur Kenntnis des Atemzentrums. Arch. f. Physiol., 1893, p. 407.*

81. — *Physiologie des Rücken- und Kopfmarks. Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. 4, Tl. 1, p. 335.*

82. **Langlois, P.,** *et* **Richet, Ch.,** *Des gaz expirés par les canards plongés dans l'eau. Compt. rend. Soc. Biol., T. 50 (1898), p. 483.*

83. — *Dosage des gaz dans l'asphyxie du canard. Ibid., p. 718.*

84. **v. Lendenfeld, R.,** *Die physiologische Bedeutung der Lufträume bei den fliegenden Tieren. Biol. Ctbl., Bd. 16 (1896), p. 774.*

85. — *Zur physiologischen Bedeutung der Luftsäcke. Ebenda, Bd. 17 (1897), p. 439.*

86. **Lereboullet,** *Anatomie comparée des l'appareil respiratoire dans les animaux vertébrés, Strasbourg 1838.*

87. **Lucas,** *Note on the air sacs and hollow bones of birds. Nat. Sc., Vol. 5 (1894), p. 36. (Bibl.)*

88. **Luciani, L.,** *Physiologie des Menschen, Jena, G. Fischer, 1905, Bd. 1, p. 407.*

89. **v. Madarász, J.,** *Die Pneumatizität der Vögel und ihre Rolle beim Ziehen. Ornith. Monatsber., Bd. 7 (1899), p. 160.*

90. **Magnus, H.,** *Physiologisch-anatomische Untersuchungen über das Brustbein der Vögel. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., 1868, p. 682.*

91. — *Physiologisch-anatomische Studien über die Brust- und Bauchmuskeln der Vögel. Ebenda, 1869, p. 207.*

92. **Malassez,** *Sur la résistance du canard et des animaux plongeurs à l'asphyxie par submersion. Compt. rend. Soc. Biol., 1894, p. 770.*

93. **Marey,** *La machine animale; locomotion terrestre et aérienne, Paris, Baillière, 1873. — Vol des oiseaux, Paris, Masson, 1890.*

94. **Merrem Blas,** *Ueber Luftwerkzeuge der Vögel. Leipzig 1783. (Nach Treviranus, 136.)*

95. **Miescher-Rüsch, F.,** *Bemerkungen zur Lehre von den Atembewegungen. Arch. f. Physiol., 1885, p. 365.*

96. **Milne-Edwards, H.,** *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2 (1857).*

97. — *Observations sur l'appareil respiratoire des quelques oiseaux. Ann. Sc. nat., 5. Zool., T. 3 (1865), p. 137. — Siehe auch ebenda, T. 5 (1867).*

98. — *Sur les sacs respiratoires du Calao Rhinoceros. Compt. rend. Ac. Sc., T. 99 (1884).*

99. **Müller, B.,** *The air-sacs of the pigeon. Smiths. Misc. Collect., Vol. 50 (1908), p. 365.*

100. **Nagel, W. A.,** *Referat über Baer (4), Zool. Ctbl., Bd. 3 (1896).*

101. — *Ueber künstliche Atmung mit kontinuierlichem Luftstrom bei Vögeln. Ctbl. f. Physiol., Bd. 14 (1901), p. 553.*

102. **Nuhn, A.,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 1, Heidelberg 1886, p. 98.*

103. **Orr, J. B., and Watson, O.,** *Study of the respiratory mechanism in the duck. Journ. Physiol., Vol. 46 (1913), p. 337.*
104. **Pagenstecher, H. A.,** *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin 1880.*
105. **Pachon, V.,** *Recherches expérimentales et clin. sur la fréquence et le rhythme de la respiration, Paris 1892.*
106. **Paton, Noël D.,** *On the neck element in the production of the postural apnoea in the ducks. Journ. Physiol., Vol. 45 (1913), Proc. Physiol. Soc., p. XLII.*
107. — *The relative influence of the labyrinthine and cervical elements in the production of postural apnoea in the ducks. Quart. Journ. exp. Physiol., Vol. 6 (1913), p. 197.*
108. **Philomatinsky,** *De avium respiratione. Inaug.-Diss. Dorpat, 1833. (Siehe bei Siefert, 125.)*
109. **Plateau, F.,** *Procédé pour la préparation et l'étude des poches aériennes des oiseaux. Zool. Anz., 1880, p. 286.*
110. **Pott, R.,** *Versuche über die Respiration des Hühner-Embryo in einer Sauerstoff-atmosphäre. Pflüg. Arch., Bd. 31 (1882).*
111. **Preyer, W.,** *Spezielle Physiologie des Embryo, Leipzig 1885.*
112. **Pycraft, W. P.,** *The infancy of animals, London 1912.*
112a. **Remak,** *Ueber die Zusammenziehung des Amnions. Müll. Arch., Bd. 27 (1854), p. 369.*
113. **Richet, Ch.,** *La résistance des canards à l'asphyxie. Compt. rend. Soc. Biol., 1894, p. 245.*
114. — *De l'influence de l'éducation sur la résistance du canard à l'asphyxie. Ibid., T. 50 (1898), p. 481.*
115. — *De la résistancc des canards à l'asphyxie. Ibid., p. 685.*
116. **Roché, G.,** *Contributions à l'étude de l'anatomie comparée des réservoirs aériens d'origine pulmonaire chez les oiseaux. Ann. Sc. nat., Sér. 7 T. 11 (1891), p. 1, 65.*
117. **Rouse, J. E.,** *Respiration and emotion in pigeons. Journ. comp. Neurol. Psych., Vol. 15 (1905), p. 494.*
118. **Sappey, P. C.,** *Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux, Paris, Baillière, 1847, p. 92.*
119. **Schenkling, C.,** *Die physiologische Bedeutung der Luftröhre bei den Vögeln. Naturw. Wochenschr., Bd. 13 (1898). (Bibl.)*
120. **Schiff, M.,** *Gesammelte Beiträge zur Physiologie, Bd. 1 (1894), p. 8.*
121. **Schultz, P.,** *Demonstration der Knochenatmung der Vögel am Humerus der Ente. Arch. f. Physiol., 1896, p. 180.*
122. **Schulze, F. E.,** *Ueber die Luftsäcke der Vögel. Verhdl. d. 8. internat. Zool.-Kongr., Graz 1910. Jena, G. Fischer, 1912, p. 446.*
123. **Sibson,** *On the mecanism of respiration. Phil. Transact. Roy. Soc. London, 1846, p. 501.*
124. **Sicard, H.,** *Des organs de la respiration dans la série animale, 1869.*
125. **Siefert, E.,** *Ueber die Atmung der Reptilien und Vögel. Pflüg. Arch., Bd. 64 (1896), p. 428.*
126. **Soum, J. M.,** *Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Ann. Univ. Lyon, 1896, p. 126.*
127. **Steiner, J.,** *Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese, Bd. 4, Braunschweig 1900, p. 31.*
128. **Strasser, H.,** *Ueber die Luftsäcke der Vögel. Morph. Jahrb., Bd. 3 (1877), p. 179.*
129. — *Zur Mechanik des Fluges. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1878, p. 119.*
130. — *Ueber den Flug der Vögel. Ein Beitrag zur Erkenntnis der mechanischen und biologischen Probleme der aktiven Lokomotion. Jen. Zeitschr., Bd. 19 (1885), p. 177, 330.*
130a. **Strohl, J.,** *Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge. I. Ein Vergleich zwischen Alpen- und Moorschneehühnern. Nebst Ausblick auf die Funktion der Luftsäcke. Zool. Jahrb., Abl. f. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere, Bd. 30 (1910), p. 44.*
130b. **Stübel, H.,** *Beiträge zur Kenntnis der Physiologie des Blutkreislaufes bei verschiedenen Vogelarten. Pflüg. Arch., Bd. 135 (1910), p. 249.*
131. **Sutton, J.,** *Diving powers of gannets (Sula). Zoologist, Vol. 13. (Bibl.)*
132. **de Tarchanoff, J.,** *Ueber automatische Bewegungen bei enthaupteten Enten. Pflüg. Arch., Bd. 33 (1884), p. 619.*
133. — *Mouvements forcés des canards décapités. Compt. rend. Soc. Biol., 1895, p. 454.*
134. **Tiedemann, F.,** *Anatomie und Naturgeschichte der Vögel, 1810. — Anatomie und Physiologie der Vögel, Bd. 1, p. 627. (Siehe Siefert, 125.)*

135. **Treves, L.**, e **Maiocco, F.**, *Osservazioni sull'apnea degli uccelli. Arch. di fisiol., Vol. 2 (1905), p. 185.*
136. **Treviranus, G. R.**, *Das organische Leben, Bd. 1 (1831).*
137. **Ulrich, F.**, *Zur Kenntnis der Luftsäcke bei Diomedea exulans und D. fuliginosa. Wiss. Erg. d. Deutschen Tiefsee-Exp., Bd. 7, p. 319. (Neap. Jahrb., 1904, p. 225.)*
138. **Veit, F.**, *Der Einfluß der Apnoë auf die Erregbarkeit der Nervenzentren. Sitz.-ber. u. Abh. d. Naturf. Ges. Rostock, N. F. Bd. 3 (1911), p. 16.*
139. **Verzár, F.**, *Die Bewegungen des Hühnchens im Ei. Kosmos, Bd. 6 (1909), p. 147.*
140. **de Vescovi**, *De novo interpretandi modo functionem aeriferarum vesicarum in avibus existentium. Zool. Res. Romae, Vol. 1 (1894), p. 24. (Nach Soum, 126.)*
141. **Victorow, C.**, *Die kühlende Wirkung der Luftsäcke bei Vögeln. Pflüg. Arch., Bd. 126 (1909), p. 300.*
142. **Vrolik, H.**, *Campers und Hunters Gedanken über den Nutzen der Röhrenknochen bei Vögeln. Reils Arch. f. Physiol., Bd. 6 (1803), p. 469.*
142a. **Vulpian**, *Note sur quelques points relatifs à la physiologie de l'amnios et de l'allantoïde des oiseaux. Journ. de physiol., T. 1 (1858), p. 619.*
143. **Wassiljew**, *Zur Frage über den trophischen Einfluß der Nervi vagi auf den Herzmuskel. Petersb. med. Wochenschr., 1879, p. 51 u. 165.*
144. **Wiedersheim R.**, *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 5. Aufl., Jena 1902, p. 429.*
145. **Winterstein, H.**, *Die Wirkung apnoisierender künstlicher Atmung auf die Erregbarkeit der Nervenzentren. Nach Versuchen von F. Veit (138). Ctbl. f. Physiol., Bd. 24 (1910).*
146. **Zander, R.**, *Folgen der Vagusdurchschneidung bei Vögeln. Pflüg. Arch., Bd. 19 (1879), p. 263.*

XVIII. Säugetiere.

Der Atemmechanismus und seine Innervation ist bei den Säugetieren am meisten erforscht, insbesondere in Hinsicht auf die Verhältnisse beim Menschen. Es kann nicht unsere Aufgabe sein, die Unzahl der betreffenden Arbeiten in dieser vergleichenden Zusammenfassung anzuführen, um so weniger, als sich aus ihnen sehr schwer wirklich wertvolle vergleichende Ergebnisse herleiten lassen. Die meisten von diesen Untersuchungen wurden am Hunde und Kaninchen, eine kleinere Anzahl an Katzen und Pferden, und nur vereinzelte an anderen Säugetieren ausgeführt (wir besitzen nicht einmal eine systematische vergleichende Bearbeitung der Atemmechanismen bei den Haussäugetieren); ihre Ergebnisse wurden aber meist mehr oder minder verallgemeinert, sogar auch auf den Menschen ausgedehnt — obwohl eine Reihe von diesbezüglichen Arbeiten, bei denen derselbe Forscher die nämliche Methode an 2 oder sogar 3 Arten zugleich anwandte, zuweilen beachtenswerte physiologische Verschiedenheiten im Verhalten des Atemapparates der Säugetiere ergeben hat (wie denn auch beim Menschen wiederum vielfach abweichende Verhältnisse herrschen). Eigens vom vergleichenden Standpunkte angestellte Untersuchungen sind aber seltene Ausnahmen.

Die Darstellungen der Mechanik und Innervation der Atmung, welche besonders in den Handbüchern der Physiologie [Rosenthal (268), Boruttau (37), Langendorff (180), Starling (292), Reichert (258), Morat (224), Luciani (200), Sussdorf (298)] oder in den sonstigen Zusammenfassungen [Du Bois Reymond (78), Boruttau (38, 39), Schenck (276), Baglioni (15), Magnus (204) usw.] in den letzten Dezennien veröffentlicht wurden, enthalten das meiste „allgemeine“,

d. h. den Menschen und die üblichen Säugetiere der physiologischen Laboratorien (bzw. die Haussäugetiere) betreffende möglichst objektiv geschildert, aber mit ungenügender Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes, ganz angemessen dem heutigen Stande der Einzelforschungen. Ich wollte es versuchen, aus dem vorliegenden Materiale von vergleichendem Standpunkte kritisch gesichtete Daten zu gewinnen, aber dieser Versuch scheiterte vorderhand an ungeahnten Schwierigkeiten der oben geschilderten Art, so daß ich, um das Erscheinen dieses Abschnittes des Handbuches nicht weiter zu verzögern, mich entschlossen habe, hier nur einerseits eine gewisse Anzahl allgemeiner Fragen in Hinsicht auf die in den vorhergehenden Kapiteln bei den übrigen Wirbeltieren (und teilweise auch bei Wirbellosen) geschilderten Verhältnisse zu erörtern, andererseits ausführlicher einige von den speziellen Einrichtungen (resp. Anpassungen) zu behandeln, welche gewisse Gruppen von Säugetieren hinsichtlich ihrer Atemmechanik kennzeichnen. Im übrigen verweise ich (insbesondere auch, was den Menschen betrifft) auf die oben erwähnten Zusammenfassungen. —

Den Atemmechanismus der Säugetiere kann man im wesentlichen an den Saugmechanismus der Thoraxatmung der Reptilien, und zwar der Lacertilier, teilweise auch der Vögel anschließen; doch sind die Säugetiere gegenüber allen übrigen Wirbeltieren sehr scharf durch das Vorhandensein des Zwerchfellmechanismus gekennzeichnet, der ein Charakteristikon der Säugetiere darstellt. Aehnlich wie bei den Vögeln sind die pressorischen Kopfatemmechanismen der niederen Wirbeltiere im Zusammenhange mit den morphologischen Strukturänderungen verloren gegangen; vom phylogenetischen — oder auch bloß vergleichenden — Standpunkte aus knüpfen aber manche Eigenschaften der physiologischen Atemeinrichtungen (insbesondere auch die nervösen funktionellen Beziehungen) an die Verhältnisse der niederen Wierbeltiere an.

Mechanismus der Thorax- und Zwerchfellatembewegungen.

Der Bau des Brustkorbes erlaubt bei großer Festigkeit beträchtliche Volumänderungen der Thoraxhöhle, einerseits durch Verschiebungen der Rippen bzw. des Brustbeines, andererseits durch die Bewegung der muskulösen Scheidewand zwischen der Brust- und Bauchhöhle.

Die Rippen sind infolge der doppelten Verbindung mit den Wirbeln auf Drehbewegungen um eine annähernd durch die Mittelpunkte beider Gelenke hindurchgehende Achse beschränkt; die nacheinanderfolgenden Rippen zeigen infolge der Unterschiede in der Lagerung ihrer Wirbelgelenke, sowie infolge der Unterschiede ihrer Krümmung und Länge ein verschiedenes Ausmaß ihrer Bewegung; im ganzen resultiert eine (insbesondere distal auffällige) Erweiterung und Verkleinerung des Querdurchmessers, dabei (insbesondere beim Menschen) pflegen auch Aenderungen des dorsoventralen Durchmessers stattzufinden. Das Zwerchfell ermöglicht hauptsächlich Aenderungen des longitudinalen Durchmessers des Thoraxraumes.

Das Brustbein ist durch mannigfache Knorpel- und Weichteilverbindungen an Exkursionen, die von den Rippen auf dasselbe über-

tragen würden, weitgehend gehindert. Indem es sich durch die Rippenknorpel mit den Knochenspangen der distalen Rippen verbindet, ergibt sich bei der Hebung der letzteren die für den Atemmechanismus so wichtige Torsion dieser Rippenknorpel, und, da die Rippenknorpel in einem kopfwärts offenen Winkel mit den knöchernen Rippen zusammenstoßen, eine Abflachung dieses Winkels bei der inspiratorischen Erweiterung des Brustkorbes.

Das Zwerchfell ragt oft als eine Kuppe in den Thoraxraum hinein (bei den Rhinocerontiden und Equiden ist aber die Richtung des Diaphragmas sehr schief, bei den Waltieren sogar fast horizontal, bei reduzierten Rippen und Sternum, so daß die Thoraxhöhle oben, die Bauchhöhle unten liegt); seine seitlichen muskulösen Teile berühren in erschlafftem Zustande fast die Thoraxwand, nach innen in das flache Centrum tendineum übergehend; bei der Kontraktion der Randmuskeln bewegt sich das letztere nur wenig distalwärts, wogegen der spaltartige Raum zwischen dem Randabschnitte des Zwerchfells und der Thoraxwand sich sehr erweitert und den Lungen eine hochgradige distalwärts gerichtete Ausdehnung gestattet. Da das Zwerchfell an den distalen Rippen seinen Ursprung nimmt, würden die letzteren durch seine Kontraktion eingezogen werden: dem wird aber vorgebeugt, indem die Baucheingeweide durch den Druck der Zwerchfellkuppe vorgetrieben die Rippen gleichzeitig mit der Kontraktion des Zwerchfells auseinanderspannen. — Allerdings kommen auch noch andere Bedingungen in Betracht, so z. B. der Einfluß der Schwere (je nach der Stellung des Tieres) usw., s. Du Bois Reymond (78).

Aus der anatomischen Struktur lassen sich manche Schlüsse auf die Art des Funktionierens des Atemapparates bei den verschiedenen Säugetiergruppen ziehen, obwohl es immer höchst erwünscht bleibt, direkte physiologische Untersuchungen zur Verifizierung dieser indirekten Schlüsse auszuführen.

Was den Bau des Thorax betrifft, so herrschen unter den Säugetieren bedeutende Unterschiede in seiner verhältnismäßigen Länge, Form usw., auf welche wir nicht näher eingehen können. Im ganzen steht die Länge des Thorax weitgehend im Verhältnis zur Anzahl der Rippen, obwohl auf der anderen Seite wieder auch die Breite der Rippen und dann der Intercostalräume in Betracht kommt (so z. B. kommen bei den Kamelen nur 12, aber außerordentlich breite Rippen mit großen intercostalen Spatien vor, bei manchen Wiederkäuern 13 ebenfalls sehr breite Rippen usw., bei den Solipeden aber 18, Rhinocerontiden 19 usw.; bei Rhinoceros, Elephas, Hippopotamus liegt die letzte Rippe fast in unmittelbarer Nähe des Hüftbeines). Bei zahlreichen Rippen pflegt das Brustbein sehr kurz zu sein. Die „echten" Rippen besitzen beschränktere Beweglichkeit, als die „falschen", wegen ihrer verhältnismäßigen Kürze, Fixierung an den beiden Enden, Verbindung mit der Muskulatur der Vorderextremitäten (unter den Cetaceen, z. B. bei Balaena boops kommt nur 1 echte Rippe vor usw.). Es kommt weiter auch die Beschaffenheit des Brustbeins in Betracht: bei den Wiederkäuern und „Pachydermen" z. B. sind die einzelnen Sternumteile weitgehend untereinander beweglich usw. [S. Colin (57), Milne Edwards (219), Wiedersheim (315) usw.].

Sehr bemerkenswert sind die von HASSE (138) veröffentlichten Betrachtungen über die Atemtypen bei verschiedenen großen Gruppen der Säugetiere in bezug auf die anatomischen Verhältnisse.

HASSE glaubt den Satz aufstellen zu können, daß sich aus der Richtung und aus dem Kaliber der Luftröhrenzweige die Art der Atmung und die Atmungsgröße ergebe; an der Hand photographischer Aufnahmen der Körperoberfläche des Menschen will er gefunden haben, daß die Richtung der Atembewegung der einzelnen Punkte der Brustwand der Richtung der entsprechenden Luftröhrenäste, die Größe der Atembewegung dem Kaliber derselben entspricht. Auf Grund AEBYs und NARATHs Untersuchungen schließt er, daß bei Ornithorhynchus und Echidna die Atmung wesentlich auf der Tätigkeit des Zwerchfelles beruht, und daß der Hauptstrom der Luft bauchwärts gerichtet ist, so daß die Exkursion der Rippen nur geringfügig sein kann; der Zwerchfellatmung gesellt sich eine kleine seitliche Hebung des Brustkorbes zu (besonders distal; Gruppe I). Nach AEBYs Darstellungen zu urteilen, würde bei Phascolomys Wombat die Rippenbewegung überhaupt ausgiebiger sein als bei den Monotremen, wobei die vorderen Rippen, was die Bewegungsgröße betrifft, nur wenig den distalen nachstehen würden; ähnliche Verhältnisse herrschen wohl bei Auchenia lama, Bos taurus, Equus caballus, Capra hircus, Canis familiaris, wobei vielleicht die Ausgiebigkeit der Bewegungen am proximalen Brustkorbabschnitte geringer ist (Gruppe II). Bei Delphinus delphis käme der Rippenatmung noch größere Bedeutung zu, der proximale Brustkorbabschnitt bewegt sich wahrscheinlich stärker als der distale, was noch mehr bei Phoca vitulina der Fall wäre. Zu dieser Gruppe (III) könnte man noch Simia satyrus und den Menschen zählen, wo sich die Zwerchfell- und Brustatmung so ziemlich die Wage halten (bei dem Menschen überwiegt die Zwerchfellatmung stärker als beim Orang-Utan): Man könnte hierin gleichsam einen Uebergang zur Gruppe IV erblicken, in welcher bei Bradypus tridactylus, aber noch mehr bei Lemur mongoz die Brustatmung die Hauptrolle spielt.

Die in der Gruppe I und II enthaltenen Tiere sind auf dem Lande lebende Vierfüßler mit sogenanntem kielartigen Brustkorbe (mit kartenherzförmigem Querschnitt), während die übrigen Gruppen entweder im Wasser leben, oder mit Greifarmen versehene Klettertiere oder Zweihänder sind, mit mehr oder minder ausgeprägtem faßförmigen Brustkorb (mit nierenförmigem oder querovalem Querschnitt). Bei den ersten ist der kielförmige Querschnitt besonders bei den schweren Wiederkäuern und Dickhäutern ausgeprägt. Die zeitweilig im Wasser lebenden Tiere (Biber, Fischotter, Seeotter) zeigen einen Uebergang zum faßförmigen Thorax, oder derselbe ist schon deutlich entwickelt (Enhydris); außer den Cetaceen, Sirenen, Phocänen kommt er auch den Vespertilionen und den springenden Säugern (Dipus, Halmaturus) zu, sowie den kletternden und Bimanen — findet sich also überall dort, wo die Körperlast vom Wasser, von der Luft oder von den Hinterbeinen (eventuell Vorderbeinen) getragen wird. Wo 4 Extremitäten die Körperlast tragen, ist der Brustkorb fester gefügt und unbeweglicher als bei den letzteren.

Demnach hält HASSE (s. auch schon bei HISS) die Zwerchfellatmung für die ursprüngliche Atmungsweise der Säugetiere, der sich erst später in steigendem Maße die Brustatmung zugesellt.

Mit TANJA und RUGE hat WIEDERSHEIM (315) die Ansicht vertreten, daß die Umwandlung des kielförmigen in den faßförmigen Brustkorb durch die dorsale Verlegung des Schwerpunktes des Körpers und durch die Aenderung in der Richtung

der Schwerlinie während der Umwandlung der Stützarme in Greifarme erfolgte. Hasse hat es versucht, tiefer in die Bedingungen dieser Umwandlung einzudringen. Die kielförmige primäre Gestalt des Brustkorbes ist nach ihm durch den Druck des mit der aufgestützten und belasteten Extremität in Verbindung stehenden Schultergürtels und der an der ventralen Seite des Brustkorbes entspringenden und zum Schultergürtel sowie zur Extremität gehenden Muskeln (Mm. pectorales und serratus) auf den in ihnen hängenden und sie mit dem Gewichte des vorderen Körperabschnittes belastenden Brustkorb bedingt (auf die seitliche Wand erfolgt der Druck von unten und außen nach oben und innen). Je stärker die Belastung des Schultergürtels und seiner Anhänge (Elefant, Giraffe, Büffel, Bison), um so deutlicher ist das kielförmige Aussehen; wo kein oder nur ein rudimentäres Schlüsselbein vorkommt (Wiederkäuer, Dickhäuter, Raubtiere) ist es ausgeprägter, als wo der Schultergürtel bei Anwesenheit des Schlüsselbeins nicht so innig und gleichmäßig dem Brustkorbe anliegt (Beutler, Nager, Insektenfresser); mit der Stärke des Druckes bleibt auch die Entwicklung des vorderen Brustkorbabschnittes zurück. Dies wird bei Talpa durch die übermächtig ausgebildete Brust-Schlüsselbein-Oberarmmuskulatur bewirkt.

Wo aber die Körperlast nur zum geringeren Teile oder nur zeitweilig durch Aufstemmen der (vorderen) Extremitäten auf den Boden getragen wird, wo die hinteren Extremitäten voll oder teilweise die Stützfunktion übernehmen, oder auch wo, wie beim Klettern, die Körperlast hauptsächlich von den vorderen Extremitäten getragen oder gehoben wird, oder wo das Wasser oder die Luft einen Teil derselben tragen, wird durch den Zug der vorderen Rumpf-Extremitätenmuskulatur und bei den aufrecht stehenden Tieren zugleich durch die Verlegung des Schwerpunktes und der Richtung der Schwerlinie die faßförmige Gestalt des Brustkorbes hervorgebracht.

Bei den Wassersäugetieren haben die Extremitäten vollkommen (Wale Seekühe) oder beinahe (Seehunde, Seeotter) die Aufgabe, den Körper zu tragen und zu bewegen verloren; die Rippen werden freier, beweglicher, und zur Zwerchfellatmung gesellt sich ausgiebige Brustatmung hinzu, indem die Brust-Extremitätenmuskeln Atemmuskeln geworden sind.

Bei den Fledermäusen — mit überaus stark entwickelten Rumpf- und besonders Brust-Extremitätenmuskeln — zeigt der vordere Teil des Brustkorbes keine besondere Volumentfaltung; die schwachen Rippen werden mit der Extremität bewegt; der kegelförmige Brustkorb hat einen querovalen Durchmesser und ist im Längsdurchmesser verhältnismäßig kurz.

Bei den Halbaffen und einem Teile der Affen, wo die vorderen Extremitäten neben den hinteren den Körper kletternd bewegen, oder bei den springenden Säugern und den Menschen, wo sie lediglich Greiforgane sind, ist ein faßförmiger Kegelthorax mit längerem Durchmesser entstanden.

Die von Hasse auf Grund von vergleichend-anatomischen Tatsachen des Brustkorb- und Bronchialbaumbaues gefolgerten Anschauungen über die durch die Anpassung an verschiedene Lebensweise zustande gekommene Beziehung der Brust- und Zwerchfellatembewegungen, besonders aber über die Ursprünglichkeit der letzteren erfordern geradezu direkte physiologische Nachforschungen, zu denen bisher nur sehr dürftige Anläufe vorliegen; es sind in dieser Hinsicht hauptsächlich nur die Haussäugetiere eingehender untersucht worden.

Durch direkte Beobachtungen und verschiedenartige, oft komplizierte Versuchsanordnungen ist insbesondere der Atemtypus der Haussäugetiere und der üblichen Säuger der physiologischen Laboratorien erforscht worden, worüber wir nur einige Beispiele mitteilen können.

Beim Pferde (und bei den großen Säugetieren, Wiederkäuern, Elefanten usw.) werden die Rippenbewegungen insbesondere proximal durch den Schultergürtel erheblich beschränkt (bei mächtiger Belastung der an den letzteren eingelenkten Vorderextremitäten), so daß nebst den thorakalen auffällige abdominale Atemexkursionen zustandekommen. Sie sind am Thorax insbesondere im Bereiche der 9.—15. Rippe zu sehen, als Ortsveränderung in der Richtung kopf- und seitwärts, unter Verbreiterung und Vertiefung der Intercostalräume, während die ersten Rippen fast stillstehen, die distalen, besonders die letzte sich nur mehr hebt und senkt, ohne daß deren ventrales Ende in sagittaler Richtung auffallender verschoben wird [s. Sussdorf (298)]; die ventrale Brustwand scheint sich gar nicht zu verlagern. Was die Bauchregion betrifft, so werden beim Pferde zugleich die Flanken unterhalb der Hungergrube deutlich hervorgedrängt und die untere Bauchwand wird gesenkt (die Hungergrube selbst aber scheint sich eher etwas zu vertiefen und die Flankenweiche, d. h. der Raum einwärts von der Kniefalte, wird deutlich verringert). Eine ähnlich wichtige Beteiligung der Bauchwandexkursionen soll auch bei anderen großen Pflanzenfressern [auch Elefanten u. a. s., Todd (302)] vorhanden sein, während die Omnivoren und Karnivoren nur mehr ein mäßiges Fluktuieren der Bauchgegend zeigen, als ob es sich nur um eine passive Folge der wogenden Bewegungen des Brustkorbes handeln würde. Der abdominale Typus des ruhigen Atmens der Haussäugetiere wird bei angestrengter Atmung (z. B. Atemnot, Brustseuche des Pferdes, Dampf, Lungenseuche des Rindes) deutlich mit starken Thoraxexkursionen verknüpft. Das Kaninchen und Meerschweinchen [s. z. B. Livon (195)] weist bei der geringen Beweglichkeit des Thorax überhaupt einen deutlichen Abdominaltypus auf, ebenso die Katzen, während z. B. bei den Hunden zugleich auch ganz ausgiebige Exkursionen der distalen Rippen auftreten. Ein ausgesprochener „oberer Rippentypus" ist beim Weibe entwickelt.

Nach den Ermittelungen von Gregor soll der Atemmechanismus des Kindes nacheinander alle vier Grundtypen, welche Hasse für die Säugetiere abgeleitet hat, durchlaufen. Siehe aber Godin (126), nach welchem die willkürliche Inspiration des Kindes ausschließlich thorakal, in der Pubertät teilweise abdominal sein soll usw. Siehe auch den Abschnitt über die Ontogenese der Atembewegungen.

Von den thorakalen Muskeln sind die Mm. intercostales externi und intercartilaginei [die zwischen den knorpeligen Abschnitten der distalen Rippen entwickelten Teile der Intercostales interni, s. schon Sibson, Bérard, Milne Edwards (219)] als Inspiratoren tätig [R. Du Bois-Reymond (78) und Masoin (210) haben bei Hunden und Katzen sowie Kaninchen ihre mit dem Zwerchfell gleichzeitige Kontraktion, allerdings auffällig nur bei angestrengter Atmung, nachgewiesen]. Nach Sussdorf beträgt die Erweiterung des Gesamtumfanges durch die Intercartilaginei beim Pferde während des ruhigen Atmens im Bereiche der 13. Rippe 20 mm, in der Schulterregion 1—3, im Bereiche des letzten Intercostalraumes 12—16 mm. Es scheint, daß diese Muskeln mit dem Zwerchfell während der ruhigen Atmung allein inspiratorisch tätig sind, während bei angestrengter Atmung noch zahlreiche andere Motoren zur Hilfe kommen. Von den letzteren sollen beim Kaninchen (Traube, Rosenthal) die Mm. levatores costarum in Betracht kommen, während Du Bois-

Reymond den letzteren überhaupt jede repiratorische Bedeutung abzusprechen geneigt ist (als Inspiratoren sollen sie nicht fungieren können, da sie hinter der Drehungsachse der Rippen angreifen); doch können nach Koraen und Möller (171) die Mm. levatores costarum — wenigstens beim Kaninchen und bei der Katze — inspiratorisch wirken und auch in der Norm die übrigen Inspiratoren unterstützen (allein tätig ermüden sie beim Kaninchen ziemlich bald, bei der Katze sind sie viel ausdauernder); bei Phoca sollen sie ausgiebig inspiratorisch wirken (Milne Edwards). Von den den Brustkorb unmittelbar erweiternden Muskeln wären insbesondere die Mm. scaleni anzuführen [nach Sussdorf (298) sind sie beim Pferde nicht von großer Bedeutung, dagegen sicher bei den Wiederkäuern und dem Schweine, insbesondere aber beim Hunde, nach Koraen und Möller (171) auch beim Kaninchen; nach Milne Edwards sind die enorm entwickelten Scaleni der Cetaceen als sehr wichtige Inspiratoren anzusehen, bei der großen Beweglichkeit der Rippen und Starrheit der Halsregion; es soll hier außerdem ein mächtiger Muskel von der Schädelbasis zur ganzen Länge der 1. Rippe ziehen; die beiderseitigen Muskeln bilden gleichsam einen muskulösen Trichter, der den vorderen Abschnitt der Thoraxhöhle ausgiebig erweitert]; dann die Mm. serrati postici superiores [Sibson hat sie beim Esel und Hunde direkt in ihrer Tätigkeit verfolgt, ebenso Koraen und Möller beim Kaninchen in der Atemnot, während sie beim Pferde nach Colin (57) auch bei kräftigen Inspirationen sich schwach kontrahieren]; endlich kämen — wenigstens für die Wiederkäuer und Fleischfresser — noch der M. serratus anticus major, der latissimus dorsi und in der Atemnot auch noch die Mm. pectorales in Betracht, aber beim Kaninchen (Koraen und Möller) wurden die letzteren sowie der M. serratus anticus und sternocleidomastoideus nicht einmal bei der stärksten Dyspnoë in Tätigkeit gesehen. (Beim Menschen sind als Notinspiratoren auch die den Brustkorb vom Drucke der oberen Extremitäten entlastenden Muskeln tätig.)

Bei der Inspirationsbewegung des Zwerchfells soll nach Sussdorf beim Pferde bei ausgiebiger Atmung der Zwerchfellscheitel höchstens um 5 cm zurückrücken, nach Colin 10—12 cm weit; der longitudinale Durchmesser der Thoraxhöhle nimmt in der Medianebene am wenigsten, von da ab seitlich immer mehr zu. Um die Anteilnahme des Zwerchfells an der Lungenventilation sicherzustellen, hat Sussdorf beide Nn. phrenici durchschnitten, worauf nebst Verdoppelung der Atemfrequenz eine starke Zunahme der Thoraxatembewegungen resultierte (dabei war das Blut zuerst dunkelblau, das Maul wurde beim Atmen krampfhaft aufgerissen); später hat die abnorme Frequenz abgenommen und es schien sogar der thorakale Atemtypus in den abdominalen überzugehen; ein Pferd zeigte an einem leichten Wagen im Trabe bewegt keine auffallenden Atmungsbeschwerden. — Ueber die Folgen der ähnlichen Operation bei Hunden s. Billard und Cavalié (31) usw. — Sehr bemerkenswert sind die neueren Erfahrungen über die tonische Innervation des Zwerchfells und ihre Beziehung zum Sympathicus, s. Billard und Cavalié (31, 32), Dittler (65), Kostin (172), Sihle (286), Kure, Hiramatsu und Naito (175). Ueber den Tonus der Atemmuskeln s. auch Ducceschi (82).

Ueber das Vorkommen von „Zwerchfellknochen“ beim Dromedar und Vicunna s. z. B. JÄGER und LEUCKART (189) (bei jüngeren Tieren handelt es sich um eine Knorpelplatte; es läßt sich nicht angeben, ob dieser Befund zu gewissen Lebensbedingungen in Beziehung gebracht werden kann); beim Igel s. PAGENSTECHER (240).

Die Exspiration wird einerseits passiv, durch elastische Kräfte des inspiratorisch gedehnten Thorax, des Zwerchfells, der Lungen und der Bauchwände nach Erschlaffung der Inspiratoren hervorgebracht, andererseits aber auch — sogar bei ruhiger Atmung — durch aktive Muskeltätigkeit, insbesondere der Mm. intercostales interni. Nach DU BOIS REYMONDS (78) Zusammenfassung der Untersuchungen von HENKE, DONDERS u. a. sollen die elastischen Kräfte des Brustkorbes eine Inspirationsstellung herbeizuführen streben, so daß die Inspiration anfänglich nur einen Teil der Lungenelastizität zu überwinden hat; erst indem sich der Brustkorb erweitert, tritt sein elastischer Widerstand ein, und so geht die Exspiration nur nach einer tieferen Inspiration anfänglich rein passiv vor sich. Außerdem müssen auch die elastischen Anstrengungen der antagonistischen Atemmuskeln in Rechnung gezogen werden: nach GAD (106) sind selbst in der Exspiration die Inspirationsmuskeln dauernd etwas kontrahiert, und umgekehrt. — Bei angestrengter Ausatmung wird der Brustkorb der Säugetiere außerdem durch die Kontraktion der Mm. serratus posticus inferior (nach SUSSDORF ist sein Effekt wahrscheinlich gering, nach SIBSON sollen seine verschiedenen Partieen antagonistisch wirken; beim Kaninchen soll der Muskel Inspirator sein), triangularis sterni [soll insbesondere gegen die Mm. intercartilaginei wirken, er ist besonders bei den Katzen ausgebildet, MILNE EDWARTS (219)], iliocostalis [insbesondere stark beim Schreien und Stöhnen des Pferdes, COLIN (57) — nach ELLENBERGER (90) wirkt dieser Muskel auch auf die Weise, daß er die letzten Rippen fixiert und so den festen Punkt für die Intercostales interni bereitet], verengt, außerdem die Bauchhöhle durch die Muskeln der Bauchwand komprimiert. — Ueber die Beziehungen des Abdominaldruckes zu den Respirationsphasen beim Hunde und Kaninchen s. WINKLER (317).

Bezüglich der Dauer der beiden Phasen des Atemaktes läßt sich äußerlich nur bei größeren Säugetieren mit gewisser Sicherheit schließen, während bei den kleinen Tieren eine zu frequente Atmung besteht. Beim Pferde z. B. erscheint nach SUSSDORF die Inspiration länger, was durch die graphische Methode bestätigt wird; aber COLIN hält die Inspiration für kürzer, s. auch neuerdings FRANK (100) (s. weiter) und GMELIN (125) (Pferd, Rind usw.); nach der Exspiration scheint wenigstens an gewissen Partien des Brustkorbes beim Pferde eine ganz kurze Pause vorhanden zu sein, wie denn überhaupt die Atemkurven an verschiedenen Stellen des Thorax sich weitgehend unterscheiden (s. darüber bei SUSSDORF, 298); die Exspirationsphase erscheint beim Pferd in der Regel zweiteilig, indem der erste Abschnitt als Folge der elastischen Rückwirkung der Brust- und Bauchorgane aufgefaßt werden darf, der zweite der aktiven Exspiration resp. Kontraktion des M. obliq. abd. int. entspricht (dabei — sogenanntes Flankenschlagen — entsteht am ventralen Ende des Rippenbogens die sogenannte „Dampfrinne“, es kommt sogar auch zu rhyth-

mischen Bewegungen des Afters — sogenanntes „Afteratmen“ — bedingt durch Druckänderungen in der Bauchhöhle). Beim Schafe sollen im ganzen sehr ähnliche Eigenschaften der Atemphasen und der Atemkurven beobachtet werden; das Verhältnis der Inspirationsdauer zur Exspiration + Pause soll nach Sussdorf sein: beim Schafe 3:2, beim Pferde 2:1 (s. Varaldi, 306), beim Hunde 1:1; Frank (100) gibt für J:E beim Pferde 1:1,8 (es sollen keine Pausen vorhanden sein), bei der Kuh 1:1,26 (Pausen hier und da), bei der Ziege 1:2,72 (kurze Pausen), beim Hunde 1:1,64, beim Schafe 1:1 usw.; der Hund soll auch deutlichere Pause aufweisen usw. Bezüglich der Einzelheiten müssen die Lehrbücher der Physiologie der Haussäugetiere eingesehen werden, ebenso was die Atemgröße und Atemfrequenz betrifft. Die letztere wird bei den Haussäugetieren ungemein verschieden angegeben; Frank berichtet neuerdings, daß junge und sehr alte Tiere, ebenfals weibliche und kleinere Tiere, größere Frequenz zeigen, die höhere Umgebung, Temperatur, Verdauung, psychische Einflüsse sollen sie steigern, Schlaf, Hunger u. a. sie verkleinern; bei den Wiederkäuern (aber auch sonst) wird die Atemfrequenz wesentlich durch die Körperstellung beeinflußt (s. auch sonst bei Dastre und Pampoukis, 60). — Pagenstecher (240), wohl auch nach Milne Edwards (219), und insbesondere P. Bert (27), gibt unter anderem folgende Zahlen an: Fledermaus 70, Leopard 15, Löwe 12 (bei Erregung nach Colin 70), Tiger nach P. Bert 6, Nashorn, Nilpferd 7—10; Colin beim Nilpferd außerhalb des Wassers 7—10, im Wasser 3—7, Lama, Alpaka 19—22, Kamel 10—11, Giraffe 8—10, Hirsch 16—17, Panther 12—15, Jaguar 14—15; bei kleinen Mäusen bis über 200, ja 320 (P. Bert); beim Igel 40—50, eingerollt 18—22; Livon bei jungen Meerschweinchen 140, alten 80—85 usw.; s. auch Disselhorst (64), dann Hepke (145) usw., über die Atemfrequenz der Raubtiere R. Schenck (277), der kleinen wilden Tiere Weyland (314). Aeußerst beeinflußbar soll der Atemrhythmus der Meerschweinchen sein (Livon, 195). S. auch Beyer (29), Heitzenroeder (140) usw. — Beim Pferde gibt Colin in der Ruhe 10, aber nach starker Anstrengung sogar bis 95 Atemakte in 1 Minute, beim Schafe 15—17 und sogar 149 usw.

Die Atemfrequenz der Säugetiere ist weit höher als bei den gleichgroßen Vögeln (p. 931). Unter den Säugetieren ist sichtlich die Körpergröße, obwohl weitreichend bestimmend, nicht allein entscheidend: so atmet die Antilope Guib 25mal in 1 Minute, der Schakal (obwohl kleiner) 17; ein Kaninchen 55, eine leichtere Katze 24 usw. (P. Bert); im ganzen atmen die Raubtiere langsamer als die Pflanzenfresser und insbesondere als die Nagetiere. In einer einheitlichen Gruppe besteht eine deutliche Beziehung der Körpergröße zur Atemfrequenz: Löwe 10, Panther 18, Katze 24; Hund 15, Schakal 17, Fuchs von Tunis 24, Fuchs von Persien (sehr klein) 28 usw. (P. Bert).

Ueber die Lungenkapazität der verschiedenen Säugetiere, den schädlichen Raum, die gewechselten Luftvolumina, die Atemgröße usw. s. schon bei Milne Edwards, P. Bert, Zuntz, Sussdorf u. a. Zuntz schätzt z. B. die Atemluft des Pferdes bei freiem Schritt auf 5,9 l, beim Trab nur 5,5 l, die Atemgröße (1 Minute) in der Ruhe 49—50 l, bei der Bewegung 80—90 l, bei der normalen Zugleistung 300—450 l.

Pagenstecher hebt die starke und baldige Verkalkung der ventralen Rippenstücke bei den Krallenaffen, bei *Myopotamus*, *Dipus*, bei Ratten, Stachelschweinen, Bibern, Wiederkäuern und insbesondere den afrikanischen Warzenschweinen hervor, Verknöcherung beim Hamster, bei Hasen, Edentaten, Insektenfressern, Monotremen, Walen, teilweise bei den Chiropteren etc.

In der spaltförmigen Pleurahöhle der Säugetiere herrscht in der Regel ein negativer Druck, indem die Lungen dauernd das Bestreben haben, sich auf einen bedeutend kleineren Raum zusammenzuziehen, als sie mit ihrer Oberfläche die Thoraxwand berührend einnehmen; dieser negative Druck vergrößert und verkleinert sich wiederum mit den In- und Exspirationsphasen der Atemakte.

Nach Sussdorf (298) beträgt der Druck in der Pleuralhöhle des Pferdes (indirekt mit Manometer in der Luftröhre gemessen) —7 mm Hg auf der Höhe der Exspiration, —28 auf der Höhe der maximalen Inspiration; Luciani (200) sowie Rosenthal (268) haben beim Kaninchen den Druck auf —40 mm Wasser bestimmt (mittels einer Oesophagealsonde); bei narkotisierten Hunden gibt Büdinger direkt in der Pleuralhöhle —48 bis —78 mm Wasser bei der Exspiration, —81 bis —178 mm Wasser bei der Inspiration an (aber bei forcierter Exspiration während des Glottisverschlusses kann auch positiver Druck zustande kommen); van der Brugh hat bestimmte Luftmengen wiederholt in die Pleurahöhle des Hundes eingeführt und dann aus dem Betrage der Druckänderungen den normalen Druck berechnet: er beträgt bei der Inspirationsstellung —80 bis 140 mm Wasser, usw. (es ist bemerkenswert, wie rasch der negative Druck, seinen Ermittlungen gemäß, nach dem Tode sich verringert). Bendele (21) hat beim Pferde vermittels eines Thoraxdruckmessers während ruhiger Atmung negative Werte nachgewiesen, bei angestrengter aber auch positive; im ganzen hat er den intrathorakalen Druck zu —50 bis —60 mm Hg, bei der Inspiration bis —100, Exspiration —80, im Vergleiche mit dem intrapulmonalen immer etwa um 100 mm niedriger gefunden. Bei Fohlen betrug der Druck —45 bis —50 mm (bei alten Pferden —50 bis 70); bei angestrengter Atmung soll er rascher und stärker ansteigen als bei alten, was wohl mit dem Grade der Lungenelastizität zusammenhängt. — An Hunden hat Söhle (287) den Druck im Pleuralraume und den Alveolardruck untersucht.

Die Bedeutung des negativen Druckes in der Pleuralhöhle scheint, wie neuerdings insbesondere Hellin (141) darzulegen bemüht ist, insbesondere in Hinsicht auf den Atemmechanismus, nicht genügend aufgeklärt zu sein. Es ist ja schon lange bekannt, daß beim Neugeborenen die Lungen erst am 8. Tage bei der Eröffnung des Thorax zusammenfallen, früher dagegen nicht, so daß die Ueberdehnung sichtlich nicht für die normale Atemmechanik nötig ist. (Bei den Tieren hat Bernstein schon 2 Std. nach der Geburt die Entstehung der Aspirationswirkung des Thorax nachweisen können.) Es ist hier nicht der Ort, Hellins mit Fleiß zusammengetragene chirurgische und vivisektorische Daten anzuführen, denen zu entnehmen ist, daß insbesondere nach kleineren Perforationen des Brustkorbes sich kein Pneumothorax zu entwickeln braucht, oder daß der zustande gekommene Pneumothorax infolge sehr schneller Wiederentfaltung der Lungen (sogar trotz der eingelegten Drains)

bald verschwindet, ja daß statt des Lungenkollapses Lungenprolaps (z. B. bei Hunden) beobachtet wurde usw., welche Erfahrungen ihn dazu bewegen, nach anderen Faktoren, als es die Druckverhältnisse sind, für das Entstehen des Pneumothorax zu suchen (z. B. könnte die rasche Abkühlung der Lungenoberfläche bei weiten Oeffnungen des Brustkorbes, wahrscheinlich vermittels des Vagus [Kakowski], das Zusammenfallen der Lungen bedingen). Von Bedeutung für uns ist z. B. seine Angabe, daß das Meerschweinchen den einseitigen Pneumothorax weit schlechter verträgt als das Kaninchen; es soll sich da gar nicht um den Grad der Nachgiebigkeit des Mediastinums handeln, denn dieses ist bei den beiden Tieren so dünn, daß auch die gesunde Seite ihren Druck stark vermindert. Außerdem sollen individuelle Unterschiede in der Entwickelung des Pneumothorax bestehen (die Rodet und Pourrat durch die verschiedenen Reflexwirkungen des Vagus bei den einzelnen Individuen erklärt haben wollen). — Ueber die Adhäsionskraft der Pleurablätter (unbedeutend!) s. bei Stoevesandt (296), dagegen bei v. Wysz (324).

Es verdient angeführt zu werden, daß beim indischen Elefanten *(Elephas indicus)* die Pleurahöhlen überhaupt fehlen, indem die Lungen vermittels eines weißlichen, sehr dehnbaren Gewebes an die Brust und Herzbeutelwand angewachsen sind (Boas, 33); dieser Befund zugleich mit dem Fehlen von intrapulmonalen Bronchialknorpeln wird von Todd (302) auf die Anwesenheit des Rüssels bezogen (s. auch Jammes et Durand, 160).

Das junge Kaninchen soll nach Durchtrennung der Phrenici plötzlich sterben, teilweise infolge der Aspiration der Baucheingeweide nach den Pleurahöhlen; nach Marckwald (205) wird dann der Thorax sehr ungenügend erweitert (erst vom 4.—5. Monat an können die Tiere diese Operation überleben; es soll bei jungen Hunden und Kaninchen die Thoraxmuskulatur noch nicht genügend entwickelt sein, Gmelin, 125).

Die Druckunterschiede in den Lungen gegenüber dem äußeren Druck bei In- und Exspiration sollen bei Hund und Pferd in der Norm -1 bzw. $+2$ mm Hg betragen (beim Menschen $-0{,}1$ bzw. $+0{,}13$ mm Hg), s. bei Gmelin.

Ueber die Arbeitsgröße der Atemmuskeln des Pferdes s. bei Zuntz und Hagemann (328).

Die akzessorischen (begleitenden) und die abgeänderten (modifizierten) Atembewegungen.

Als akzessorische (konkomitierende) Atembewegungen werden Bewegungen bezeichnet, die in Koordination mit den Thoraxatembewegungen die Luftwege in geeignetem Zustande erhalten; so die Kehlkopf-Bewegungen. Erweiterung der Stimmritze bei der Inspiration, Verengerung bei der Exspiration (bei Kaninchen stets, aber schwach, insbesondere bei Hunden und Katzen auffällig, auch beim Pferde von Schindelka und Polansky mittels des Rhinoskops studiert); es ist hier nach du Bois Reymond (78) hervorzuheben, daß zu den verengernden Muskeln auch der M. cricothyreoideus gehört, indem er, der bisherigen Ansicht entgegen, den vorderen Teil des Ringknorpels gegen den unbeweglich bleibenden Schildknorpel emporzieht. Nach Mink (221) ist die exspiratorische Verengerung der Glottis gewöhnlich passiv und hat den Zweck, die Ausströmung der Luft aus den Lungen zu verzögern.

Die auf- und absteigenden (Exspiration — Inspiration) Bewegungen des ganzen Kehlkopfes (Hunde, Katzen, bei Kaninchen erst bei angestrengter Atmung) beruhen nur zum Teil auf aktiver Muskeltätigkeit. Junge Meerschweinchen und Kaninchen sterben noch an der Lähmung der Kehlkopfmuskulatur nach der Durchtrennung der Recurrentes oder der Vagi, indem die zarten Schleimhautfalten der „Stimmlippen" von dem Inspirationsstrome in die Glottisspalte mitgerissen werden; s. auch über junge Hunde bei Milne Edwards (210).

Weiter sind anzuführen: Die Erweiterung des Atemweges bei angestrengter Atmung durch die Bewegungen der Gaumenmuskulatur des Zungengrundes und sogar der Zunge, dann die Bewegungen der Nasenöffnungen (auch in der Norm: Hebung der Nasenflügel bei der Inspiration, Senkung bei der Exspiration), die zeitlich den eigentlichen Atemphasen vorausgehen. Die Wichtigkeit der inspiratorischen Erweiterung der Nasengänge wurde insbesondere beim Pferde hoch eingeschätzt, infolge der Angabe von Cl. Bernard (24), daß nach Durchschneidung der beiderseitigen Nn. VII. ein Tier an Erstickung zugrunde ging; aber Colin (57) gibt bei seiner lebhaften Schilderung der erschwerten Atmung nichts Aehnliches an; erst bei starker Anstrengung soll die Erstickung drohen; bei der Exspiration soll die Luft teilweise aus dem Munde entweichen (die Wangen hängen schlaff herab); beim Schafe sollen die Störungen der Atmung noch erheblicher sein. Ellenberger (90) hält Bernards Ergebnis für eine Ausnahme, durch zufällige Verhältnisse bedingt, denn seine Versuche haben keine solchen Folgen gezeitigt; insbesondere sollen die etwas engeren Naseneingänge während der ruhigen Atmung völlig genügen, erst bei aufgeregter Respiration könnten durch Ansaugung die beweglichen Nasenflügel gegen die Nasenhöhe einsinken und Atembeschwerden erzeugen. — Beim Kaninchen u. a. fehlen die Nasenflügelbewegungen überhaupt nie, nicht einmal bei der ruhigsten Atmung, während sie dagegen bei dem mit fast starren Nasenflügeln ausgestatteten Rinde und Schweine in der Ruhe fast ganz unsichtbar sind; beim Hunde und bei der Katze kommen sie nur bei sehr angestrengter Atmung zum Vorschein; Pferde erweitern in vollem Lauf die Nüstern trompetenförmig. (S. Rosenthal, 268; Gad, 108; Arnheim, 4; Hoven, 154.) — Ueber die Teleologie der „Nasenventile" für die Atmung s. bei Mink (221).

Ueber die Bewegungen der Bronchialmuskulatur hat (nach Hellin, 141) Radclyffe Hall die Ansicht ausgesprochen, daß sie synchron mit den Atembewegungen zustande kommen als Erweiterung und Verengerung der Bronchien, wogegen man die Volumänderungen der letzteren später als passive Folgen deutete (Erweiterung und Verkürzung bei der Exspiration, Verlängerung und Verengung bei der Inspiration). Aber noch Fletcher Ingals (157) hält die Annahme aktiver Bronchienbewegungen bei der Atmung aufrecht. Douglas und Haldane (72) wollen bei angestrengter Atmung (Hyperpnoë nach der Muskelarbeit) Erweiterung der Bronchien behufs Erleichterung der Lungenventilierung nachgewiesen haben (was aber Krogh und Lindhard, 174, bezweifeln). Nach Luciani besteht beim Pferde ein kontinuierlicher Tonus der konstriktorischen Bronchialmuskeln, während beim Hunde nach der Vagotomie nur geringe Dilatation der Lungen resultiert. Ueber die Physiologie der Bronchialmuskulatur siehe unter den neueren Arbeiten Sandmann (275, Schutz der Luftwege vor schädlichen Einwirkungen, Herausbeförderung

von Schleim), EINTHOVEN (87, kritische Zusammenfassung auf Grund eigener Versuche), PREVOST (251) und SALOZ (274) (konstriktorische und inhibitorische Wirkungen), KAHN (167) (Beziehung zum Vagus, lokale Ganglien, Rindeninnervation, Reflexe), TITONE (301) (Reaktionen auf verschiedene Reizungen), GOLLA und SYMES (128), WEBER (309), JACKSON (158), DOYON (73) u. a. Ueber die Innervation siehe weiter bei WEBER (309), DIXON und BRODIE (67), DIXON und RANSOM (68). Ueber den Anteil der Bronchialmuskulatur bei der Steigerung des intrapulmonalen Druckes siehe auch bei EINTHOVEN (87). — Ueber die Beziehung des Luftröhrendurchschnittes zur Körpermasse siehe DREYER (74) (RAY und WALLNER). —

Die cardiopneumatischen Bewegungen, die den Lungen von den Herzpulsationen erteilt werden, sind dem Gaswechsel in den Luftwegen günstig, indem sie die Diffusion fördern; nach LUCIANI (200) sind diese Bewegungen sogar imstande, unter gewissen Umständen das lebensnötige Maß des Gaswechsels zu besorgen, so z. B. im Winterschlafe der Säugetiere (oder in Zuständen der Lethargie sogar beim Menschen).

Der „schädliche“ Raum der Luftwege kommt bei den Säugetieren wahrscheinlich weit mehr in Betracht, als bei den Vögeln (s. p. 943). —

Die modifizierten Atembewegungen dienen teilweise speziellen Zwecken, oder treten nur gelegentlich als Zeichen gewisser Gemütszustände usw. auf (s. insbesondere SUSSDORF, 298; ZIETZSCHMANN, 326).

Das Schnüffeln (und Wittern) erscheint in Beziehung zur Riechtätigkeit, in Form schnell aufeinanderfolgender, kurzer, flacher Respirationen bei sich stark erweiternden Nasenlöchern, oder in Form von in kurzen Absätzen erfolgenden, protrahierten Inspirationen (nach SAHLSTEDT (273) kommt dabei beim Pferde nur ein Bruchteil des Luftstromes in den oberen Nasengang zur Geruchsregion). Das Husten und das Niesen sind plötzliche gewaltsame Exspirationen: beim Husten wird zuerst tief eingeatmet, worauf die durch den mechanischen oder chemischen Reiz verschlossene Glottis gesprengt wird (beim Pferde ist der Husten kräftig, tonstark, beim Rinde rauh, keuchend, beim Schaf trocken, schwach, ähnlich wie beim Menschen usw.); beim Niesen wird die Exspirationsluft heftig durch die Nase gedrängt und so der Reiz entfernt (es wird dabei das Geräusch durch die plötzliche Sprengung des Gaumensegels erklärt, aber in Anbetracht der retrovelaren Lage der Epiglottis scheint dies zweifelhaft zu sein — übrigens soll das Niesen hauptsächlich nur bei Hunden und Katzen vorkommen). Das Gähnen ist eine lange Inspiration bei weit geöffnetem Munde, Gaumentor und Glottis (z. B. beim Hunde). Das Keuchen, Schnauben, Prusten, Seufzen usw. sind weitere modifizierte Bewegungen des Atemapparates; das Spinnen der Katzen ist (nach GURLT) ein durch Schwingen des ganzen Kehlkopfes bzw. nur des Kehldeckels, oder eher der Taschenbänder hervorgebrachtes Ein- und Ausatmen (als Zeichen der Behaglichkeit, erst bei etwas erwachsenen Tieren). Siehe eingehender bei den verschiedenen Tieren in ZIETSCHMANN (326).

Zur Trennung des Luftweges von dem Nahrungswege.

Die Sicherung des Respirationsweges durch das Anlegen der Epiglottis an die hintere Fläche des weichen Gaumens,

so daß sich der Kehlkopf in den oberen Pharynxraum öffnet, in enger Beziehung zu den Choanen, wird von GEGENBAUR (133) insbesondere für die Marsupialier (s. weiter) hervorgehoben, HOWES (155, 156) führt dies in verschiedenem Grade für Cetacea, Ungulata, Rodentia, Proboscidea, Insectivora, Edentata, Monotremata, Carnivora, Cheiroptera an, auf Grund eigener Untersuchungen sogar auch bei den früheren als Ausnahme geltenden Hyracoidea und embryonalen Sirenia *(Manatus)*. Nicht einmal die Primaten würden sich abweichend verhalten. Nach eigenen Untersuchungen hat HOWES auch bei Lemuroideen eine intranariale Epiglottis sichergestellt, und zitiert gleichsinnige Angaben anderer Autoren. Die Epiglottis der meisten Säugetiere findet man also an der Hinterfläche des Gaumensegels — intranarial epiglottis (HOWES) der extranarial gelegenen gegenüber (oder nach BOENNINGHAUS (34) besser: retrovelare und prävelare Anordnung der Epiglottis). Allerdings gibt HOWES und auch BOENNINGHAUS zu, daß die betreffenden Angaben von Untersuchungen post mortem herrühren, und erst spezielle auf diesen Gegenstand gerichtete Forschungen an lebenden Tieren können die Verhältnisse beleuchten. (HOWES bemerkt, daß es sich da entweder um starke Entwicklung der Epiglottis [sogar bei fehlender Uvula, z. B. *Choloepus*, Edentata] oder um starke Entwicklung des Gaumensegels handelt.) Nach BOENNINGHAUS darf man aber auch physiologisch zwei entsprechende Typen unterscheiden: prävelare Anordnung der Epiglottis soll z. B. sicher beim Schwein, wahrscheinlich auch beim Rind vorhanden sein, retrovelare dagegen insbesondere den Zahnwal und das Pferd auszeichnen. Beim Zahnwal ist die Epiglottis nach BOENNINGHAUS zwar nur mit großer Mühe aus dem Ringwulst zu entfernen, nach HOWES soll bei Delphinen, nach WALDEYER beim Biber, nach MILNE EDWARDS (219) beim Elefant und Kamel das gleiche vorkommen: beim Pferd ist es schon leichter, die Epiglottis vor das Velum zu bringen, doch bedarf es immerhin noch einer gewissen Anstrengung.

Somit verläuft der Speiseweg lateral von der Epiglottis, und diese wird während des Schlingens mehr oder minder auf die eine Seite gedrängt. Diese Einrichtung ist, wie HOWES ausdrücklich betont, keineswegs an das Wasserleben gebunden, obwohl sie bei den Cetaceen usw. hochentwickelt ist, noch an die Art der Nahrung, denn sie kommt sowohl bei den Waltieren, welche kleine Tiere aufnehmen, als auch bei denen, die große Körper verschlucken, vor, ebenso bei den omnivoren, herbivoren und insektivoren Edentaten (s. HOWES). HOWES ist geneigt, in dieser Anordnung des Respirationsweges sogar ein Klassenmerkmal der Säugetiere zu erblicken, jedenfalls aber, meint er, handelt es sich nicht um eine sekundäre Einrichtung.

Retrovelar liegt die Epiglottis sogar bei den Embryonen (und Neugeborenen) der wenigen sonst extranariale Anordnung aufweisenden Säugetiere (s. *Manatus* bei HOWES, wo es sich im weiteren Lebensverlaufe um sekundäre Reduktion der Epiglottis handelt); siehe auch fötale Verhältnisse beim Menschen (s. BLAND SUTTON bei HOWES).

Bei den Säugetieren besteht in der Regel Atmung durch die Nase, aber BOWLES (41) und auch BOENNINGHAUS (34) bemerken

— hinsichtlich der prävelaren Anordnung der Epiglottis bei einigen Tieren — daß auch Atmung durch den geöffneten Mund stattfinden kann. Schon der Hund hachelt durch den Mund (eine vorgehaltene Feder bewegt sich in- und exspiratorisch); bei der Stimmäußerung benutzen manche Tiere bald den Mund, bald die Nase als Stimmweg: das Grunzen des Schweines und Winseln des Hundes geschieht durch die Nase, das Schreien des ersteren und Bellen des letzteren geschieht durch den Mund, was beides begreiflich ist, da beide Tiere prävelare Anordnung der Epiglottis haben können; bei der prävelaren Lage der letzteren beim Pferde, welches sowohl durch die Nase als auch durch den Mund wiehert, muß wenigstens der Exspirationsstrom seinen Weg seitlich der Epiglottis in den Mund finden können (bei gewisser Hebung des sehr langen Velums ist dies möglich, da die Aryknorpel nicht mit im Isthmus stecken, s. aber bei Walen), ähnlich beim Löwen u. a. Das Einatmen aber durch den Mund soll nach Bowles beim Kaninchen, erwachsenen Schweinen und Pferden unmöglich sein (bei den letzteren wird auf diese Weise Nachgiebigkeit erzwungen); nach Gmelin soll bei Pferden vielleicht nur im Rennlauf, wo Kopf und Hals gestreckt gehalten werden, der Mund als Luftweg benutzt werden können. Die Momentphotographien zeigen da fast stets das Maul geöffnet. Sandmann (275) hat bei Kaninchen die beiden Nasenhöhlen mit Watte tamponiert und sie doch 4—8 Tage durch den Mund atmen sehen, doch es handelte sich um die vollkommenste „Stenosenatmung“, die Zunge soll einen ventilartigen Abschluß bilden, der nur auf der Höhe der Inspiration und Exspiration gesprengt wird (nach Metzger und Doudars wird der Unterkiefer durch den Luftdruck am Oberkiefer angedrückt gehalten. — Nach Landt (zit. bei Boenninghaus) stopften die Bewohner der Färöer den Döglingen, wenn sie dieselben an die Seite ihres Bootes gezogen hatten, ihre „wollnen Handschuhe in das Blasloch, um sie am Untertauchen zu verhindern“; es wird nicht gesagt, ob die Tiere, durch Atemnot gezwungen, den Mund zur Atmung zu Hilfe genommen haben. Dexler (63) hat ähnlich bei *Halicore dugong* die Nasenlöcher verstopft, und, obwohl bei den Sirenen das Velum palatinum und auch die Epiglottis sehr kurz sind, hat *Halicore* trotzdem bei der Erstickung keinen Versuch gemacht, den Mund zu öffnen und durch ihn zu inspirieren. —

Nach Hofbauers (152) Ermittelungen besteht beim Menschen zweifellos eine Beziehung der Nasen- resp. Mund-Nasen- oder Mundatmung zum Betrage der Atemexkursionen im oberen und unteren Thoraxabschnitte, was an Interesse gewinnt, wenn man die oben angeführten Atemtypen bei den Säugetieren betrachtet. — (S. Mink, 123.)

Durch die geschilderten anatomischen Verhältnisse wäre bei manchen Säugetieren, ja nach Zuckerkandl, Wiedersheim (315), Boenninghaus usw. sogar bei den meisten gleichzeitiges Atmen und Schlingen möglich (mit Ausnahme hauptsächlich nur der Primaten (s. Gegenbaur (295) über Marsupialier: das Säugegeschäft kann fortgesetzt werden; ohne Unterbrechung der Atmung, s. auch Wiedersheim, 315); doch erkennt Boenninghaus selbst an, daß insbesondere bei dem Durchgange größerer Bissen erst durch den Abschluß des Kehlkopfes der nötige Raum geschaffen zu werden pflegt — bei absoluter Zweiteilung des Speiseweges durch die Adduktion der Aryknorpel (Sinus pyriformes werden erweitert), bei relativer Zweiteilung außerdem

durch das Niedersinken der Epiglottis, wodurch der mittlere Speiseweg über die Epiglottis hinweg zustande kommt. Uebrigens liegt gewöhnlich kein Bedürfnis zur Atmung während des Schlingaktes vor, da der letztere genügend rasch verläuft (die Bissen sind in der Regel entsprechend klein gewählt). Auch direkte physiologische Beobachtungen [COLIN (57) beim Pferd und Rind] sprechen gegen die Annahme gleichzeitigen Atmens und Schluckens.

Ueber die röhrenförmige Verlängerung der Nase der Bären, Viverriden, Maulwürfe, Spitzmäuse, Igel, Fledermäuse, insbesondere der Tapire und Elefanten s. bei PAGENSTECHER (240); über die korrelativen Beziehungen des Rüssels des Elefanten zum Fehlen der intrapulmonalen Bronchialknorpel und der Pleuralhöhlen s. bei TODD (302).

Ueber die Funktion des sogenannten Luftsackes der Solipeden (und bei Hyrax) — einer ausgedehnten medialen Ausstülpung der Tuba Eustachii zwischen hinterer Pharynxwand und Flügelgrube des Atlas (s. TEREG, 299), deren Volumen im aufgeblasenen Zustande die Größe eines Kindskopfes erreichen kann — wurden verschiedene Ansichten geäußert; insbesondere in Beziehung zum Gehör; in bezug auf die Atmung hat man geglaubt, daß sie teilweise den Inspirationsstrom des rennenden Pferdes ablenken und so den Bronchialbaum teilweise entlasten, oder daß ihr warmer Luftinhalt die inspirierte Luft temperiert; neuerdings hat FISH (95) gezeigt, daß sich die Luftsäcke exspiratorisch füllen (vielleicht wird auf diese Weise das mittlere Ohr vor kalter Einatmungsluft geschützt?), während sie bei der Inspiration mehr oder minder kollabieren und so der Luft freien Durchtritt durch den Pharynx lassen.

Die bulbären und spinalen Atemzentren.

Die zentralen Mechanismen der Atembewegungen sind bei den Säugetieren in noch höherem Maße als bei den Vögeln und insbesondere bei den Reptilien an einen umfangreichen Abschnitt des Zentralnervensystems gebunden, auch wenn man nur die Atemmuskelzentren in Betracht zieht: sie erstrecken sich vom Facialiskern bis zu den weit distal gelegenen Rückenmarkszentren der Bauchmuskeln, und im Cervikalmarke sind im Gegensatze zu den Vögeln und Reptilien die wichtigen Phrenicuskerne lokalisiert. (Ueber die Abhängigkeit der Atembewegungen von den proximalen Gehirnabschnitten s. noch weiter.) Die Koordination dieser weit verstreuten primären Atemzentren stellt man sich insbesondere seit den alten Untersuchungen LEGALLOIS in dem übergeordneten, dominierenden Atemzentrum im Bulbus (im Bereiche der Formatio reticularis) ausgeführt, so daß nach Abtrennung der distalen Atemmuskelzentren von dem letzteren ihre koordinierte und rhythmische Tätigkeit vernichtet wird.

Der Vorstellung eines solchen Hauptatemzentrums, das eine absolute Herrschaft über eine große Reihe von zentralen Mechanismen der Atemmuskeln ausübt, steht seit BROWN-SÉQUARD (44), RICHARDSON, DOWLER u. a. (auch auf Grund der vergleichenden, leider bisher nur vereinzelten Erfahrungen an Vögeln und insbesondere an Reptilien) die Theorie einer weitgehenden funktionellen Selbständigkeit dieser untergeordneten, insbesondere spinalen Atemzentren gegenüber. ROKITANSKI (1879) sah nach leichter Strychninisierung ein junges „spinales“ Kaninchen nach Unterbrechung der künstlichen Ventilation, SCHROFF dann auch ohne Strychnin, im Wärmekasten geordnete Atembewegungen ausführen. Es hat insbesondere LANGENDORFF (180), der hier am meisten von den sämtlichen Physiologen vom vergleichenden Standpunkte seine Forschungen ausführte, die Lehre von den

spinalen Atemzentren aufrecht erhalten, insbesondere auf Grund seiner Versuche an neugeborenen und jungen Hunden und Katzen, welche er als spinale (oder sogar geköpfte) Tiere längere Zeit durch künstliche Ventilation am Leben erhielt, bis die Folgen des schweren Operationseingriffes abgeklungen waren; es hat sich da, wie Langendorff ausdrücklich betont, zweifellos um geordnete, automatische Atembewegungen gehandelt, die in mehr oder weniger gleichmäßigem Rhythmus oft in langen Reihen einander folgen, und die auch in den Fällen, in denen Strychnin angewendet wird, nichts mit reflektorischen Krämpfen zu tun haben. Nachher hat Wertheimer (311—313) sogar bei erwachsenen Hunden ohne Anwendung von Strychnin eine längere Zeit (bis $^3/_4$ Stunden) andauernde spinale Atmung verfolgt, durch welche eine gewisse Lufterneuerung in der Luftröhre unterhalten wurde, nachdem er vorher das operierte Tier bis 5 Stunden lang künstlich ventiliert hatte; dann wären auch Mossos ähnliche Experimente an erwärmten spinalen Katzen zu erwähnen; von früheren Untersuchungen sei auf Chauveaus Beobachtungen an spinalen Pferden hingewiesen, wo zwar nur seltene spontane Atemakte erschienen, aber durch Reizung der Aeste der Intercostalnerven während längerer Zeit völlig koordinierte Zwerchfell-, ja sogar Thoraxatmungen erhalten werden konnten (s. auch Langendorffs Arbeiten, in denen insbesondere auch durch periphere Reizung ein lang anhaltender Atemrhythmus ausgelöst wurde). Auch an Winterschläfern hat Dubois (77) (beim Murmeltiere) spinale Atmung gesehen, indem nach der Durchtrennung des Rückenmarkes im Bereiche des 2.–3. Cervikalwirbels sehr schwache thorakale und diaphragmatische Atembewegungen bestanden (mit Oeffnung des Mundes; nach der Durchtrennung im Niveau des 4. Cervikalwirbels werden die Thoraxbewegungen vernichtet, die diaphragmatischen werden einige Tage lang fortgesetzt); Dubois selbst leitet die im ersten Falle beobachteten Atembewegungen von der Reizung der Schnittfläche ab.

Es ist kaum berechtigt, wenn Gad (108), Arnheim (4) u. a. auf Grund ihrer negativen Ergebnisse insbesondere Langendorffs und Wertheimers positive Angaben bezweifeln. So gibt z. B. Gad an, daß er unter ähnlichen Versuchsbedingungen (an 2 Tieren nach Abtragung des Nackenmarkes) nur unregelmäßige Bewegungen des Thorax und Abdomens, zuweilen des Zwerchfells, ebenfalls synchrone Kontraktionen der In- und Exspiratoren ohne jede Koordination sehen konnte: dies kann aber nur bedeuten, daß er keine so günstigen Bedingungen gehabt hat wie Langendorff und Wertheimer, denn es geht doch nicht an, die Fähigkeit der letzteren Autoren in Zweifel zu ziehen, zwischen ungeordneten Krampferscheinungen und regelmäßig koordinierten Atemakten, die sogar zu einem Atemrhythmus gruppiert aufzutreten pflegen, unterscheiden zu können. Wenn Gad den positiven Versuchen sogar an nicht künstlich erwärmten Hunden „sehr wenig Gewicht“ beilegt, da die Tiere unter der ihnen zuteil gewordenen Behandlung „kaltblütig geworden sein mußten und sich etwa wie Winterschläfer verhalten mochten, welche ebenfalls bei minimaler Luftbewegung in der Trachee fortleben“, so handelt es sich um eine Ausflucht, da sich doch von einem winterschlafartigen Zustande bei Hunden, Katzen usw. nicht reden läßt (s. übrigens Tigerstedt in dies. Handb., III, 2, p. 87 über die mit den Lebensfunktionen der erwachsenen Säugetiere verträglichen Körpertemperaturen, die

nirgends unter 14° C herabsteigen; bei jungen Hunden soll allerdings noch von einer Körpertemperatur von 5° C ohne künstliche Ventilation Erholung möglich sein). In betreff der Versuche an Neugeborenen will GAD (und nach ihm ARNHEIM) nicht anerkennen, daß hieraus etwas „Allgemeines“ sich ergeben würde „für den erwachsenen Zustand, in welchem die wechselnden Bedingungen, denen die Atmung angepaßt werden muß, erst jene Mannigfaltigkeit erlangen, welche die Frage nach dem Mechanismus der Regulation zu einer so interessanten machen“, während man im Gegenteil doch völlig berechtigt ist, gerade bei dem embryonalen Rückenmark dasjenige noch teilweise entwickelt zu suchen, was wahrscheinlich während der weiteren ontogenetischen Ausbildung der Funktionen sekundär verkümmern kann; doch liegen hier wiederum wesentlich gleiche Ergebnisse auch bei den erwachsenen Tieren vor. Daß die Form und der Rhythmus der spinalen Atmungen aber abweichend ist von der normalen und daß die spinale Atmung überhaupt nicht genügt, das Leben länger zu erhalten (PORTER, 249), ist selbstverständlich, bedeutet aber keinen wesentlichen Einwand. Wenn endlich eingewendet wird, daß es sich in den Fällen mit zweifelloser spinaler Atemtätigkeit um Abnormitäten handelt, und daß in der Norm andere Verhältnisse herrschen, so wird dann den Verteidigern der weitgehend selbständig tätigen spinalen Atmungszentren ganz willkürlich die mächtigste Stütze ihrer Ansicht genommen, nämlich daß sie sogar an aus dem Zusammenhang mit den Bulbärzentren gelösten Phrenicus- oder Thoraxganglien selbständige automatische Tätigkeit nachzuweisen vermögen.

Es sind aber noch viele andere Stützen für diese Ansicht vorhanden, so z. B. die weitgehende Unabhängigkeit der Kopf-, Thorax- und Zwerchfell-Atembewegungen an unversehrten Tieren [s. insbesondere MOSSO (225) FOÀ (96) u. a., auch bei DASTRE und PAMPOUKIS (60) gelegentlich ihrer Schaukelversuche an Hunden usw.; s. auch im Winterschlafe, auch bei Einwirkung von gewissen Stoffen, z. B. bei Kurare CHIÒ (54), wo bei den Hunden zuerst die Thorax-, dann die Zwerchfell-, endlich Abdomenbewegungen ausfallen); oder völlig abweichende Reaktionen einzelner dieser Atemzentren (s. für die Nasenatembewegungen sogar auch bei ARNHEIM (4) usw.) bei normalen Reizen oder bei Vagusversuchen usw. [s. zusammenfassend auch bei LANGENDORFF (182), der sich da zuletzt ganz eindeutig in bezug auf das Problem der spinalen Atemzentren ausgesprochen hat, was der kurz vorher geäußerten Bemerkung BORUTTAUS (38) gegenüber von Interesse ist]. Die Ergebnisse der halbseitigen Durchschneidung des cervikalen Rückenmarkes scheinen uns aber gar nicht so eindeutig gegen die spinalen Atemzentren zu sprechen, wie es z. B. LUCIANI (200) darlegt. LANGENDORFFS in der zuletzt zitierten Arbeit veröffentlichte begriffliche Auseinandersetzung kann ganz allgemein angenommen werden. Der zentrale Atemapparat läßt sich mit einer föderativen Republik vergleichen, deren einzelne für sich bis zu einem gewissen Grade voneinander unabhängigen Glieder durch ein inneres Band zu gemeinsamem Leben vereinigt sind: das Atmungszentrum ist ein physiologischer Begriff, keine anatomische Einheit; die einzelnen Atemmuskelzentren werden nur durch ein funktionelles Band zusammengehalten. Vielleicht ist einer der Kerne der Atemnerven durch besonders hohe Erregbarkeit oder besonders starke Entwicklung der Atemreize aus-

gezeichnet (vielleicht der Vaguskern, der wahrscheinlich zentripetalen, seine Erregbarkeit dauernd steigernden Einflüssen besonders ausgesetzt ist), so daß er gleichsam zum führenden Teil des Atemzentrums wird — primus inter pares.

Es wäre also geboten, die physiologischen Eigentümlichkeiten der bulbären und der spinalen Atemzentren zu erforschen. Aus einer Reihe von Arbeiten, welche man in dieser Richtung deuten könnte, wäre als Beispiel Grossmanns (133) Abhandlung anzuführen, der bei seinen Untersuchungen über die funktionellen Beziehungen des Facialis-, Vagus- und „Thorax-Kernes“ zu der Ueberzeugung gelangte, daß der erste plus zweite oder der zweite plus dritte miteinander verbunden imstande sind, ihre Reize ziemlich regelmäßig zu summieren und so zur Auslösung der rhythmischen Atembewegungen zu verwerten, wogegen jeder Kern für sich im allgemeinen zu einer Summation seiner Reize und des dadurch bedingten Rhythmus der abzugebenden Impulse nicht mehr befähigt ist. (Arnheims dagegen erhobene Einwände sind nicht von Belang; eher käme noch Bienfaits Befund in Betracht, wonach Kehlkopfatmung ohne Nasen- und Thoraxbewegungen vorkommen kann.) — Es ist übrigens auch ein anderes Verhältnis zwischen den einzelnen Atemzentren möglich, wie wir im folgenden teilweise anführen werden.

Vom Standpunkte seiner Segmentaltheorie der Nervenfunktionen hat Loeb (196) versucht, auch eine segmentale Anordnung des Atemzentrums darzulegen, im Anschluß an die oben erwähnten Befunde der spinalen Atmung insbesondere bei den Neugeborenen. Die Atemganglien in der Oblongata der Säugetiere sind nach ihm wahrscheinlich völlig homolog, wenn nicht identisch, mit den segmentalen Ganglien für die Innervation der Kiemen bei den Fischen im Lobus vagi (Herrick, wo allerdings keine distal gerichteten Bahnen zu den Phrenicus-Kernen vorhanden sind). Das Atemzentrum der Oblongata wäre also eine Reihe von segmentalen Ganglien, kein übergeordnetes Zentrum. Doch Loeb selbst muß den bulbären Atemzentren eine gewisse führende Rolle zuerkennen: er tut dies, indem er nach den (physikalisch-chemischen?) Bedingungen zu suchen empfiehlt, welche den bulbären Zentren ermöglichen, ihre automatische Tätigkeit auszuführen, während die isolierten spinalen Zentren sich nicht unter solchen Bedingungen befinden würden; er weist dabei zum Vergleich auf die Verhältnisse der Herztätigkeit hin.

Mit Recht wendet sich Loeb gegen die vage Auffassung von der „Wanderung der Funktionen“ in die proximalen Abschnitte des Zentralnervensystems, während der phylogenetischen (resp. auch ontogenetischen) Entwicklung, als Beleg welcher auch die hervorragende Bedeutung der Oblongata für die Atmung der Säugetiere angeführt zu werden pflegt. Sein Hinweis jedoch auf die Kiemenatmungszentren in der embryonalen Oblongata der Säugetiere als Basis für die Ausbildung der herrschenden Atemganglien scheint uns doch kaum berechtigt zu sein. Es werden ja bei den Säugetierembryonen eigentlich niemals irgendwelche Andeutungen der Kiemenorgane entwickelt, und die funktionellen Mechanismen der Kiemenatmung — wenn man die Säugetiere von den niederen Wirbeltieren ableiten will — wären wohl längst vor dem Schwunde der verkümmernden Kiemenorgane verloren gegangen. Es steckt aber doch in Loebs Aeußerung ein guter Kern, wenn er auf die wahrscheinliche, vielleicht physikalisch-

chemische Verschiedenheit der spinalen Atemmuskelzentren und der bulbären Atemzentren hinweist. Es läßt sich jedoch zeigen, daß man vom vergleichenden Standpunkte aus gewichtige Gründe angeben kann dafür, daß die Oblongata der Säugetiere in betreff der physiologischen Organisation der nervösen Atemtätigkeit ein gewisses Uebergeordnetsein über die spinalen Atemmuskelzentren besitzt, was ich hier nur in aller Kürze dartun will.

Die Amphibien, bei denen die Lungenatmung oft hochausgebildet angetroffen wird, benützen zur Durchlüftung der Lungen einen pressorischen Kopfatemmechanismus, den man in mancher Hinsicht an den Kiemenatemmechanismus der Fische oder auch ihrer larvalen Stadien anschließen darf; bei den Reptilien ist dieser pressorische Kopfatemmechanismus weitgehend reduziert, doch ist er bei einigen Lacertiliern und Schildkröten noch als sehr wirksames Mittel zur Lungenfüllung tätig; bei den Reptilien aber ist ein einsaugender Rumpfatemmechanismus zu hoher Entwicklung gelangt, von dem bei den Amphibien fast noch keine Andeutungen zu finden sind. Es hat sich nun wohl dieser neue Atemmechanismus, dessen wesentliche peripheren und auch zentralnervösen Apparate im Rumpfe liegen, in enger Beziehung zu den in der Oblongata noch bestehenden Kopfatemmechanismen herausgebildet. Die heutigen Reptilien, deren einstigen Verwandten wohl die Säugetiere ihren Ursprung verdanken, zeigen uns also in ihren doppelten Atemmechanismen gleichsam den Weg, auf dem — wahrscheinlich durch weitere Reduktion der pressorischen Kopfatemmechanismen und Ausbildung der einsaugenden Rumpfatemmechanismen (insbesondere auch der Zwerchfellatmung) — der Atemmodus der heutigen Säugetiere entstanden ist. Die Vorherrschaft der Oblongata-Atemzentren bei den letzteren hat sich vielleicht auf der Basis der einstigen nervösen Kopfatemmechanismen der Oblongata entwickelt. Die sogen. akzessorischen oder konkomitierenden Atembewegungen der Säugetiere (s. p. 960) lassen sich leicht in das geschilderte Bild einreihen, ja man könnte vielleicht auch die Schluckatembewegungen (s. p. 972) von diesem allgemeinen Standpunkte aus begreifen (s. auch die Kehlatembewegungen der Vögel).

Ueber die morphologischen Beziehungen des respiratorischen Nervensystems der Wirbeltiere s. bei MÖLLGAARD (227).

Die Organisation der zentralen Atemmechanismen der Säugetiere ist ohne Zweifel sehr kompliziert, wie eine Reihe von Analysen bezeugen. So scheint es nach einigen Autoren berechtigt zu sein, für die beiden Phasen der Atemakte ein in gewissem Grade gesondertes In- und Exspirationszentrum vorauszusetzen, denn unter gewissen Bedingungen soll jedes der beiden allein rhythmisch tätig sein können; ja es wäre möglich [nach ADUCCO, s. bei LUCIANI (200)], sogar wieder den exspiratorischen Atemmechanismus in drei Komponenten zu zerlegen, die zugleich und synchron, oder zugleich und asynchron, oder ganz selbständig funktionieren (der thorakale, der vordere und der seitliche abdominale Exspirationsmechanismus); dasselbe würde nach MOSSO für den Inspirationsmechanismus gelten („faciales, thorakales, diaphragmales Inspirationszentrum“, s. oben). Wir müssen noch die Untersuchungen berühren, in denen die Isolierung der spinalen Atem-

zentren auf anderem Wege erstrebt wurde als durch mechanische Eingriffe, sowie solche, bei denen es sich um den Nachweis der gleichen physiologischen Eigenschaften der spinalen und bulbären Zentren handelte.

ADUCCO hat durch direkte lokale Kokainisierung des Bodens des 4. Ventrikels nach einer ganz kurzen Phase verstärkter Inspirationen völliges Aufhören der Atembewegungen beobachtet (in weniger als 20 Sekunden), wobei durch spezielle Nachforschungen nachgewiesen wurde, daß das Rückenmark noch gar nicht durch das Gift angegriffen wurde. Von noch größerer Bedeutung war das Bemühen TRENDELENBURGS (304) durch reizlose Ausschaltung des Einflusses der bulbären Zentren — vermittels einer vervollkommneten Kühlungsmethode (insbesondere Ringskühlung des obersten Halsmarkes) — das Verhalten der spinalen Zentren zu beleuchten; während die Kopfatmung unverändert weiter vor sich ging, wurde die Rumpfatmung vollständig eingestellt. Demnach schließt der Autor, daß das führende Atemzentrum im Kopfmarke liegt und daß die isolierten spinalen Zentren selbst keine rhythmischen Atembewegungen unterhalten können. Würden aber gewisse Bedingungen existieren, unter denen eine spontane rhythmische Tätigkeit der spinalen Atemmuskelzentren erfolgt, so kämen diese Bedingungen für das normale Geschehen ebensowenig in Betracht, wie die an der Froschkammer nach der STANNIUSschen Ligatur auftretenden Spätkontraktionen für deren normalen Schlag. Zu LOEBS Ansicht bemerkt TRENDELENBURG, daß man gar nicht zu den vermeintlichen Zentren der Kiemenatmung in der Oblongata zu greifen braucht, da in der letzteren doch schon segmentale Zentren der Nasen- und Kehlkopfbewegungen liegen.

TRENDELENBURGS Untersuchungen ragen über die operativen Durchtrennungen des Zentralnervensystems weit hervor und scheinen uns einer der besten Wege zu sein, auf dem weitere Forschungen über die Atemmuskelzentren des Rückenmarks ausgeführt werden sollten. Aber sowohl in seinen, wie noch in weit höherem Grade in ADUCCOS Untersuchungen scheinen die von den führenden Vertretern der Ansicht über die selbständige rhythmische Tätigkeit der spinalen Atmungsmuskelzentren realisierten Bedingungen nicht hergestellt worden zu sein; ja bei ADUCCOS Methode ist dies überhaupt ausgeschlossen, denn es würde hier bald eine allgemeine Vergiftung zustande kommen, ehe die spinalen Zentren ihre Tätigkeit beginnen könnten; eher ließ sich mit TRENDELENBURGS Methode längere Zeit das letztere abwarten. (S. auch FOÀ, 96.)

Mit der Kühlungsmethode hat DITTLER (66) interessante Ergebnisse über die Veränderungen der elektrischen Innervationsentladungen der Phrenicuskerne erhalten: durch Abkühlung des 4.—6. Cervikalsegmentes (der Katze, des Kaninchens) wurde die Frequenz der Oszillationen bis zur vollständigen Ausschaltung der Ganglien (und zum Verschwinden der Zwerchfellatmung) herabgesetzt; wurden die bulbären Zentren abgekühlt, so war auch hier im Grunde eine kleinere Frequenz der Innervationsentladungen feststellbar, aber bei weitem nicht in dem Grade wie bei der Rückenmarkskühlung, oft blieb die Frequenz überhaupt gleich; doch steht die Verlangsamung bis Einstellung der Atmung im Vordergrunde. Das untergeordnete Spinalzentrum — schließt der Autor — gibt die ihm vom bulbären Zentrum aus zugehenden Einzelimpulse bei künstlicher Herabsetzung ihrer Frequenz

nur innerhalb gewisser Grenzen genau weiter, ist aber gröberen Veränderungen der Innervationsrhythmik gegenüber befähigt, die normale Periode seiner Aktion selbst ganz oder doch angenähert aufrecht zu erhalten.

An der Auslösung der rhythmischen Tätigkeit der spinalen Atemmuskelzentren in den oben geschilderten Fällen scheint die durch Erstickung bedingte Erregbarkeitssteigerung wesentlich beteiligt zu sein. Es ist in dieser Hinsicht bemerkenswert, daß es Wertheimer (312, 313) gelungen ist (nachdem Hougardy (153) und Mosso eine apnoëbedingende Wirkung von Natrongaben bei den bulbären Atemzentren sichergestellt hatten, wahrscheinlich durch Neutralisierung der diese erregenden Säuren) auch die Tätigkeit der spinalen Atemzentren durch Natroninjektionen zu hemmen. Noch bedeutungsvoller ist aber die von Foà (96) nachgewiesene erregende Wirkung des Kohlendioxyds auf die spinalen Atemzentren: während die Tätigkeit der letzteren sowohl hinsichtlich der Amplitude wie auch des Rhythmus unregelmäßig zu sein pflegt (zuweilen sind auch bei regelmäßigem Verlaufe vereinzelte aktive Exspirationen vorhanden) und überhaupt verhältnismäßig spät zum Vorschein kommt, hat Foà bei künstlicher Ventilation mit Sauerstoff + Kohlendioxyd einerseits baldiges Erscheinen der spinalen Atmung herbeigeführt, andererseits die vorhandene energischer werden sehen; es erweist sich also die funktionelle Natur der spinalen Atemzentren im wesentlichen von derselben Art wie die der bulbären Zentren. Ohne Zweifel ist die Anwendung des Kohlendioxyds weit natürlicher als die des Strychnins der früheren Forscher.

Zur Pharmakologie der Atemzentrentätigkeit siehe die zusammenfassende Abhandlung von Magnus, 204, sowie bei Nice, 231; Gross, 132; Wieland, 316; Higgins, 149; Cushny, 58 u. a.

Die zentralen Mechanismen der akzessorischen Atembewegungen (und vergleichende Bemerkungen zu den sogenannten Schluckatmungen).

Die zentralen Mechanismen und Atembewegungen bei den Säugetieren scheinen eine noch weit größere Differenzierung aufzuweisen, als wir in den bisherigen Ausführungen schildern konnten. So z. B. gleich in betreff der Nasen- und Kehlkopf-Atembewegungen, von denen schon oben einiges über die Eigenart der zentralen Einrichtungen angeführt wurde, so daß auch oft von speziellen Zentren dieser akzessorischen Atembewegungen gesprochen wird; in der Tat kann ihre Tätigkeit weitgehend unabhängig von den bulbären Atemzentren ausgeübt werden, während allerdings sonst eine innige funktionelle Anknüpfung an die letzteren vorhanden ist. Ohne ausführlicher diese Verhältnisse zu behandeln, bemerken wir (z. B.) nur folgendes in Hinsicht auf ihre Physiologie.

Nach Arnheim (4) ist das „Zentrum der Nasenatembewegungen" beim Kaninchen bedeutend empfindlicher in bezug auf äußere (insbesondere z. B. akustische) Reize — als der zentrale Mechanismus der Thoraxbewegungen, so daß bei ruhig fortschreitender Thoraxatmung die Kurven der Nasenbewegung zuweilen bei den geringsten Geräuschen die heftigsten Schwankungen aufwiesen. Nach Durchschneidung der Vagi nahmen auch die Nasenbewegungen an

der vermehrten Atemanstrengung des Thorax erheblichen Anteil (durch Vergrößerung der Exkursionen bis auf das Dreifache). Es ist bekannt (s. z. B. Colin, 57), daß die Nasenatembewegungen nach der Dekapitation noch einige Zeit weiter fortgesetzt werden können. Bezüglich des Einflusses der intermittierenden künstlichen Ventilation haben schon Hering und Breuer berichtet, daß bei der Einblasung von Luft in die Lungen die Nasenlöcher sich verengern, um in den Pausen der Einblasung sich inspiratorisch zu erweitern.

Baglioni (14) hat außer dem Wege der Vagusfasern in den afferenten Bahnen des Phrenicus wichtige zentripetale Regulatoren der Nasenatembewegungen erkannt (s. weiter).

Die Nasenbewegungen hat Hoven (154) dazu benützt, um die Art der Nervenerregung bei der Aufblähung der Lungen genauer zu erforschen, gleichzeitig mit Aufzeichnung der Zwerchfellkontraktionen: es entstand hier nach starker Aufblähung sehr lange andauernde Exspirationsstellung, nach der Retraktion (durch Aussaugen oder durch Einlassen von Luft in die Pleuralhöhle) auffällige Exspirationsstellung, Einstellung der Atmung und weiter sehr verlangsamte große Atembewegungen; nach der Vagotomie sollen diese Reaktionen des Nasenatemzentrums nicht mehr auftreten. Die dyspnoische Atmung zeichnet sich durch verlangsamte Bewegungen der Nasenflügel und Exspirationspausen aus.

Bezüglich der Kehlkopfatembewegungen wurde schon oben Bienfaits Beobachtung erwähnt, wonach sie auch ganz allein vollführt werden können. — du Bois Reymond und Katzenstein (79) einerseits (in bezug auf die Rezeptoren der Thoraxwände), Grossmann (133), sowie auch Kreidl (173) andererseits (mit Hinsicht auf die Vagi) haben die Beziehung der Glottisbewegungen zu den afferenten Bahnen hervorgehoben; siehe weiter im Abschnitte über die Regulierung der Atmung durch Nervenreize.

Außerdem scheint (hauptsächlich) in den bulbären Atemzentren ein spezieller Mechanismus vorhanden zu sein, der die bei manchen Säugetieren so außerordentlich auffällige und wichtige thermische Poly-(Tachy-)pnoë bedingt, worüber Näheres in einem besonderen Abschnitte folgt.

Ueber die abgeänderten Atembewegungen s. bei Sussdorf (298) und oben p. 962.

Vom vergleichenden Standpunkte aus könnte man vielleicht eine von vielen Autoren gefundene Erscheinung beleuchten, nämlich das Auftreten der Schluckbewegungen (resp. auch Schluckatembewegungen, Steiner) bei gewissen Zuständen der Atemtätigkeit.

Die innige Verknüpfung der Larynxbewegungen (resp. der letzteren als Bestandteil der Schluckbewegungen) mit den Atembewegungen hat schon Rosenthal (268) bei Hunden, Kaninchen und Katzen beobachtet, dann Bidder dabei eigentliche Schluckbewegungen (Erhebung des Kehl- und Schlundkopfes usw.) beschrieben; s. auch Waller und Prevost u. a.; Kronecker und Meltzer haben darauf hingewiesen, daß in der Atemnot sehr oft Schluckbewegungen zustande kommen, und Steiner (293) hat die letzteren noch nach Einstellung der Atmung, bei Unerregbarkeit des Atemzentrums sichergestellt: Marckwald (205) glaubte jedoch aus seinen Beobachtungen schließen zu dürfen, daß die „Schluckatembewegungen“ nicht die

Bedeutung von Atembewegungen haben (im Gegenteile einen sehr wichtigen Vorgang im Schluckakte demonstrieren: die Atemhemmung). DUCCESCHI sah beim Hunde nach Verschließung der Luftröhre bei jedem Versuche einer Einatmung zuerst im Pharynx erscheinende und weiter auf den Oesophagus sich erstreckende Schlingbewegungen, die nur selten von jenen Zungen- und Larynxbewegungen begleitet waren, wie bei einem vollständigen Schluckakte (bei der Katze ist diese Erscheinung weniger regelmäßig und soll beim Kaninchen gewöhnlich fehlen); ähnliche Beobachtungen hat dann SCHWARZ (281) am Menschen ausgeführt. DUCCESCHI (80, 81) erklärt sich dies durch die Ausbreitung des Reizes von dem erregten Atem- auf das Schluckzentrum; er bemerkt dabei, daß dieser Vorgang an den bei den niederen Vertebraten, insbesondere Amphibien, bestehenden innigen Konnex zwischen Schluck- und Atemakt erinnert. Zugleich macht er auf die Füllung des Magens bei Ertrunkenen mit Wasser und auf die Schluckbewegungen des erstickenden Foetus [s. auch bei PREYER (252), der sogar das Verschlucken der Luft in den Magen bei den ersten Atembewegungen zu den physiologischen Erscheinungen bei der Geburt rechnet], aufmerksam. Demgegenüber meint KAHN (166), daß es sich bei der Erstickung um spastische, zugleich mit ähnlichen Erscheinungen an der Halsmuskulatur etc. einhergehende Kontraktionen handelt, die nichts mit dem normalen Zusammenhange zwischen Schluck- und Atemzentrum, wie er sich in der Schluckatmung repräsentiert, zu tun haben (soweit dabei nicht reflektorisch ausgelöste regelrechte Schluckakte in Betracht kommen), auf welche Weise sich auch die erwähnten Erscheinungen bei Ertrinkenden und bei erstickenden Föten auffassen lassen; die ausführliche Darstellung DUCCESCHIS beharrt jedoch dabei, daß es sich um selbständige, von den Halsmuskeln unabhängige, mit den Atembewegungen einhergehende Schluckbewegungen handelt; die Hervorbringung derselben aber durch Speichel ist in DUCCESCHIS Versuchen ausgeschlossen; auch bei den Ertrinkenden soll nebst reflektorischen Mechanismen die von DUCCESCHI sichergestellte funktionelle Beziehung der beiderlei Zentren sich bewähren.

Obwohl ohne Zweifel bei der nahen Nachbarschaft der zentralen Repräsentation der peripheren Schluck- und der Kopfatemmechanismen die Ansicht, daß es sich bei der Kombination der Schluckbewegungen mit Atembewegungen um zentrale Irradiation handele, sehr bestechend ist, um so mehr, als man bei einer gewissen Erregbarkeitssteigerung des Zentralnervensystems die Atembewegungen von synchronen Bewegungen sogar z. B. der Extremitäten begleitet finden kann, scheinen uns die „Schluckatembewegungen“, insbesondere auch wegen ihres eigentümlichen Rhythmus, wegen ihres Auftretens unter asphyktischen Bedingungen, wegen ihrer Persistenz nach dem Aufhören der Atembewegungen oder in den Intervallen zwischen den Atemperioden usw., dennoch eine Sonderstellung zu behaupten. Man wird da an die Schluckatembewegungen der Reptilien erinnert, welche ebenfalls als spezielle rhythmische Bewegungserscheinungen insbesondere unter asphyktischen Bedingungen (oder bei gewissen starken, reflektorisch wirkenden äußeren Reizen) auftauchen, allerdings hier zugleich auch die Lungenventilation fördern können.

Eine ähnliche Ansicht hat nach GAGE auch schon GARLAND (110) geäußert, indem er die beim Hunde und auch beim Menschen auftretenden „Pharyngeal-

atmungen“ bei drohender Asphyxie gleichsam als „eine Erinnerung an frühere, längst vergangene Zeiten, in denen es noch keine vollkommeneren Atemorgane gab“, auffaßte.

Damit wollen wir nur so viel sagen, daß die nahen Beziehungen des Atem- und Schluckzentrums gleichsam eine historische Basis haben, indem der ursprüngliche Atemmodus der Wirbeltiere durch den Schluckmechanismus vollzogen wird.

Die interessante Erscheinung von in der Norm erfolgenden Schluckatembewegungen beim Menschen im Anschluß an das während der Exspiration stattfindende Verschlucken hat ZWAARDEMAKER (330) eingehend studiert. Es ist nicht ohne Interesse, daß PREYER (252) an Meerschweinchenembryonen (sogar schon von etwa 7 g Gewicht) deutliche Schluckbewegungen beobachten konnte, ohne vorzeitige Atembewegungen.

Die „höheren“ Atemzentren.

Ueber Gehirnzentren, „obere, höhere“ Zentren der Atmung wurden bei den Säugetieren viele Angaben gemacht, doch scheint es, daß es sich meist um reflektorische Erscheinungen oder um Folgen der Reizung von interzentralen Bahnen gehandelt hat. Am wahrscheinlichsten ist insbesondere das Bestehen einer innigen Beziehung der hinteren *Corpora quadrigemina* (LEWANDOWSKY, 191) zu den bulbären Atemzentren (s. noch weiter), während dies sehr zweifelhaft ist für die Zentren der vorderen Vierhügel (NIKOLAIDES, 232: Exspirationshemmungszentrum, welches ebenfalls durch Blut- und Nervenreize in seiner automatischen Tätigkeit geregelt sein soll), und im Thalamus opticus (CHRISTIANI, 55; ARNHEIM, 4, u. a. — s. dagegen von den neuen Arbeiten bei SACHS, 272, der die betreffenden Erscheinungen bei der Katze durch reflektorische Vermittelung erklärt) usw. Daß die Hirnrinde funktionell mit den Atemzentren innig verknüpft ist, ist selbstverständlich (willkürliche Aenderungen des Atemrhythmus usw.), ohne daß es nötig wäre, spezielle Atemzentren in der Hirnrinde vorauszusetzen (wie dies MAVRAKIS und DONTAS, 211, u. a. tun); es ist bemerkenswert, daß SPENCER (290) von gewissen Partien der motorischen Rindenregion, aber auch von dem Riechbezirke auf der ventralen Gehirnfläche beim Affen auch charakteristische Schnüffelbewegungen auslösen konnte.

Von besonderer Beachtung wäre hier das Verhalten der mit ausgezeichnet entwickelten Riechorganen ausgestatteten Säugetiere, wofür uns DUCCESCHI (83) ein schönes Beispiel bei den Marsupialiern *(Didelphys marsupialis* subsp. *azarae)* geliefert hat, wo mächtig ausgebildete Bulbi olfactorii ausgebildet sind; es besteht hier eine innige Beziehung der Riechsinnestätigkeit zu den abgeänderten Atembewegungen, zum Schnüffeln. Das Tier schnüffelt in der Norm unaufhörlich, wobei die Schnauze allseitige Bewegungen ausführt: die Nasenflügel sind außerordentlich beweglich und auch zahlreiche starke Vibrissae sollen aktive Bewegungen aufweisen. Von den verschiedenen Partien der Riechzone lassen sich beim narkotisierten Tiere nicht nur Aenderungen der Atembewegungen, sondern auch die charakteristischen Schnüffelbewegungen auslösen, völlig ähnlich denjenigen bei Einwirkung von Gerüchen auf das intakte Tier (zuweilen aber kommt tonische Kontraktur des anderseitigen Nasenflügels zustande). Die Atemakte werden in der Regel minder frequent, zuweilen auch kleiner, bis auch in mittlerer Lage zwischen In- und Exspiration Atemeinstellung erfolgt, welche die Reizung überdauern kann; bei

starken Reizen pflegt sie in der Hälfte der Inspiration zu erscheinen, worauf der Rhythmus mit Vollendung der letzteren anfängt; die nachfolgenden Atemakte sind oft stärker und von verschiedener Frequenz. Von der unmittelbar angrenzenden Gehirnregion (Lobus olfactorius posterior) läßt sich Atemeinstellung oder „excitomotorische Reaktion" des Atemapparates hervorrufen, welch letztere immer mehr die Oberhand gewinnt, je distaler man die Reize appliziert, von schwacher Frequenz- und Intensitätssteigerung bis zu auffälliger Dyspnoë (welche den Reiz überdauert). Die schwächsten Reize beeinflussen insbesondere den inspiratorischen Teil des Atemaktes positiv. Die künstliche Dyspnoë wird durch einen gleichen zweiten an anderer Stelle des Bulbus lokalisierten Reiz stark gehemmt, insbesondere was die Amplitüde betrifft. Sogar nach langer Dyspnoë konnten k e i n e apnoischen Zustände wahrgenommen werden. — Von den oberen Bezirken der Hemisphären werden nur durch sehr starke Ströme (mit wohl schon weitreichenden Stromschleifen) Atemreaktionen erhalten, während sonst die Skelettmuskulatur leicht anspricht. —

Ueber die reflektorische Beeinflussung der Atemzentrentätigkeit durch Riechreize s. in neuerer Zeit die Erfahrungen von Beyer (29), Heitzenroeder (140). Ueber die Schmerzreize s. z. B. Meyer (217).

Die vielfachen Beziehungen der proximalen Gehirnabschnitte zu dem bulbären Atemzentrum beweisen, daß der zentrale Atemapparat gleichsam über den größten Teil des Zentralnervensystems verbreitet ist. Vom vergleichenden Standpunkte vgl. auch die von uns nachgewiesenen innigen Beziehungen der proximalen Gehirnabschnitte zum bulbären Atemzentrum bei den Amphibien p. 753 ff.

Die primär automatische Tätigkeit der Atemzentren.

Daß in der physiologischen Organisation des Zentralnervensystems ein s p e z i e l l e r M e c h a n i s m u s enthalten ist, der gleichsam für das ganze übrige Nervensystem, ja den ganzen Körper günstige Gasgehaltbedingungen im inneren Medium besorgt, und daß dieser nervöse Mechanismus zu diesem Zwecke mit in Hinsicht auf die übrigen Mechanismen in gewissem Grade abweichenden Eigenschaften ausgestattet ist, wird allgemein anerkannt. Doch es besteht keine Einstimmigkeit mehr darüber, welche Eigenschaften man als Charakteristika des Atemzentrums anerkennen soll. Vielleicht ebenfalls allgemein wird angenommen, daß sich das Atemzentrum durch besonders h o h e B e e i n f l u ß b a r k e i t resp. R e i z b a r k e i t gegenüber den Nervenreizen und Reizfaktoren der Blutbeschaffenheit auszeichnet. In betreff der Rhythmizität aber, welche so auffällig und andauernd das Lebensgeschehen der Atemzentren charakterisiert, wird auf die peripheren Organe verwiesen, in denen einerseits kontinuierliche, andererseits intermittierend entstehende afferente Nervenimpulse als wesentliche Faktoren der rhythmischen Innervationsentladungen angesehen werden, die nebst den übrigen in den Atemzentren selbst liegenden Bedingungen in Betracht kommen. Ja manche gehen so weit, daß sie nicht nur diese Rhythmik, sondern überhaupt jeden Innervationsimpuls, der den Atemzentren entströmt, wie überhaupt die sämtlichen Tätigkeiten des Zentralnervensystems für peripher resp. reflektorisch bedingt ansehen, so daß das Atemzentrum bloß einen für einen besonderen Organkomplex differenzierten R e f l e x a p p a r a t vorstellt;

dabei muß allerdings seiner feinen Empfindlichkeit, insbesondere den Aenderungen des Sauerstoff- und Kohlendioxyddruckes im Blute gegenüber Rechnung getragen werden.

Bei der unübersehbaren Kompliziertheit der äußeren (in der Peripherie des Körpers auf äußere Reize sowie in den Organen selbst entstehenden) und inneren (im inneren Medium und im Protoplasma der zentralen Atemapparate vorliegenden) Bedingungen, auf denen die normale rhythmische Tätigkeit des Atemzentrums beruht, kann zwar eine ordnende Theorie mehr oder minder befriedigende Uebersicht bieten, doch es scheint aussichtslos, eine apodiktische Aussage über „die Ursache" des Atemrhythmus zu machen. Wenn wir im nachfolgenden die Ansicht vertreten, daß in den Atemzentren selbst bei möglichstem Ausschluß aller afferenten Nervenimpulse und bei geeigneter, d. h. reizloser Beschaffenheit des inneren Mediums auf Grund der normalen Ernährungsprozesse in dem spezifisch organisierten Protoplasma mehr oder minder regelmäßig Lebenszustände erzeugt werden, die als Innervationsentladungen auf efferenten Bahnen den Atemmuskeln zuströmen und ihre Tätigkeit auslösen, und daß die andauernd oder auch besonders intermittierend (eben wieder durch die erfolgenden oder erfolgten Bewegungen) in der Peripherie gebildeten Reize auf den afferenten Bahnen, sowie die durch Aenderungen der Blutbeschaffenheit (teilweise auch wieder infolge der ausgeführten Ventilationen an den Atemflächen) entstehenden Reize diese primäre Automatie des Atemzentrums sekundär abändern resp. regeln, so handelt es sich eben nur um eine solche ordnende Theorie, deren „Nachweis" höchstwahrscheinlich ausgeschlossen ist. Sie könnte allerdings durch eine andere, den Tatsachen mehr entsprechende Ansicht ersetzt werden, doch vorderhand scheint es uns, daß sie am besten dem heutigen Tatsachenbestande entspricht.

Die Unmöglichkeit eines absoluten Nachweises der primär automatischen Natur der Atemzentrentätigkeit erhellt aus den folgenden kurzen Hinweisen. Auch wenn es gelingen würde, wirklich alle afferenten Bahnen, die zu den Atemmuskelzentren (resp. dem ganzen Zentralnervensystem überhaupt) führen, auszuschließen, sogar auch die von den Atemmuskeln selbst, worauf man dann die Persistenz der rhythmischen Innervationsentladungen aus den Atemzentren durch andere Indikatoren, als die Kontraktionen der Atemmuskeln sicherstellen müßte (s. weiter), bleibt immer noch der unwiderlegliche Einwand übrig, daß von den Schnittflächen der durchtrennten Nervenbahnen (eine andere Methode ihrer Ausschaltung läßt sich kaum denken) immerfort unberechenbare Reizströme dem Zentralnervensystem zufließen, die in den spezifisch veranlagten Atemmuskelzentren zu rhythmischen Tätigkeitskundgebungen verarbeitet werden. Außerdem müßte man zu dem erwähnten strikten Beweise auch noch sämtliche Reizeinflüsse des inneren Mediums ausschließen, was unmöglich ist [es ist völlig unbegründet, wenn einige Forscher sich zur Stütze der Ansicht von der primären Automatie der Atemzentren — ja sogar auch Baglioni (15) zur Entkräftung der Ansicht von der durch Blutreize hervorgebrachten „Automatie", s. p. 654 — auf das Bestehen des Atemrhythmus nach der Einstellung der Zirkulation berufen, denn durch diesen Eingriff wird eben eine Fülle von neuen Reizen geschaffen, sowohl was den Gaswechsel als auch die Ernährung der

Atemzentren betrifft]; ja die weitreichenden Eingriffe, die zur Ausschaltung der afferenten Bahnen nötig wären, haben wiederum eine Menge von nicht zu vermeidenden Störungen des normalen Gleichgewichtes der Beziehungen zwischen den Atemzentren und dem inneren Medium zur Folge.

Wir können hier nur in aller Kürze einige von den neueren Bemühungen, der Ansicht über die primär automatische Tätigkeit der Atemzentren tatsächliche Stützen zu gewinnen, anführen.

Von den älteren Versuchen (Rosenthal, Langendorff usw.), die Entbehrlichkeit der zentripetalen nervösen Einwirkungen für die Tätigkeit der Atemzentren nachzuweisen, sind keine bekannt, bei denen es sich auch um die Ausschaltung der propriozeptiven (Sherrington), in den Atemmuskeln (resp. Bewegungsmechanismen) selbst entstehenden Reize handeln würde: so sind z. B. in Rosenthals Versuch insbesondere die sämtlichen Nervenbahnen der Kopfatemmuskeln übrig geblieben, um deren Bewegungen als Indikator der Zentrentätigkeit anwenden zu können. Neuerdings hat Foà (97) an Hunden und Meerschweinchen diese Versuche mit vervollkommneter Methode wiederholt: es wurden Vagi, Halssympathicus, die oberen und unteren Laryngealnerven, Phrenici, hintere Wurzeln der spinalen Halsnerven, das Rückenmark zwischen dem cervikalen und thorakalen Abschnitte und der Hirnstamm vor dem Kopfmarke durchtrennt, ohne daß nachher die Atembewegungen verschwunden waren; sie wurden allerdings bedeutend langsamer und unregelmäßig resp. ataktisch und asthenisch infolge des Verlustes wichtiger Regulatoren (s. weiter). Baglioni (15) wendet aber, als Vertreter der reflektorischen Automatie der Atemzentrentätigkeit, begreiflicherweise ein, daß es sich bei dem in solchem Umfange frisch verstümmelten Tiere um viele periphere traumatische Reize handelt (man könnte zwar demgegenüber wieder bemerken, daß durch so ausgedehnte Reize eher Hemmungserscheinungen zu erwarten wären, aber dies würde nur ein Streit um Worte sein, denn man kann überhaupt weder die erregende, noch die hemmende Wirkung dieser Operationsfolgen bemessen; wäre aber längere Zeit seit der Herstellung des Präparates verflossen, so würde man sich wieder auf sekundäre Veränderungen in den Nervenbahnen als Reizquelle berufen usw.) Obzwar Foà hinsichtlich des Erhaltenseins des V. und IX. Nervenpaares in seinen Versuchen bemerkt, daß sie wegen der Narkose und des Fehlens einer tonischen Einwirkung (auch in der Norm) vernachlässigt werden dürfen, weist Baglioni auf die afferenten Nervenfasern der Kopfatemmuskeln (und der Muskeln, die bei der hier wieder vorhandenen Dyspnoë das Aufsperren des Maules usw. bewirken) in den Bahnen des V. Nervenpaares hin, usw.

Nachdem schon Macdonald und Reid (202) bei kurarisierten Tieren nach Einstellung der künstlichen Ventilation am zentralen Stumpfe des Phrenicus rhythmische Aktionsströme als Anzeichen der dyspnoischen Tätigkeit der Atemzentren sichergestellt hatten, hat Winterstein (320) unabhängig davon durch eigens zu diesem Zwecke angestellte Versuche an Kaninchen bewiesen, daß bei dem völlig unbeweglichen, sowohl asphyktischen, als auch durch die kontinuierliche Ventilation (nach der Methode von Meltzer-Auer, s. weiter) in günstigen Gaswechselbedingungen erhaltenen Tiere die Atemzentren in die Phrenicusbahnen starke Innervationsentladungen rhythmisch

aussenden, womit er die rein automatische Tätigkeit der Atemzentren erwiesen haben will. Es ist selbstverständlich, daß Baglioni (15) wiederum auf das Erhaltenbleiben der weiterhin in der Peripherie kontinuierlich entstehenden sensiblen Erregungen, auch von den Muskeln und Sehnen der Atemorgane (Lagereize) aus, hinweist, ja er meint, daß hier sogar die z. B. den spezifischen Empfindungen der Beklemmung zur Basis dienenden spezifischen Nervenprozesse als sehr wirksame adäquate Reize für die Atemzentren bestehen, womit er die Verstärkung der beobachteten Innervationsströme erklären will; daß die kontinuierlichen Reize zu rhythmischen Impulsen verarbeitet werden, faßt er eben als eine besondere Eigenschaft der Atemzentren auf. Es haben allerdings schon die älteren Autoren und neuerdings auch Foà hervorgehoben, daß die kontinuierlich von der Peripherie zufließenden Erregungen zur Erhaltung des Atemrhythmus entbehrlich sind, aber es läßt sich da eben kein absoluter Beweis führen.

Auf ähnliche Weise lassen sich auch Stewarts (294) und Pikes Schlüsse in betreff des „fundamentalen" Atemrhythmus im Sinne der primär automatischen Tätigkeit der Atemzentren (auf Grund von Versuchen an Katzen, Hunden, Kaninchen, wo nach akuter Anämie des Gehirns und Rückenmarks der Atemrhythmus trotz der Unempfindlichkeit der Atemzentren gegenüber starken künstlichen Reizungen der afferenten Bahnen, ja sogar während Wirkungslosigkeit der Vagotomie usw., bei Wiederherstellung des Kreislaufes zurückkehrte) entkräften: Baglioni (15) wendet ein, daß die Autoren die Wirkungslosigkeit der adäquate Atemreize führenden Bahnen zu prüfen vernachlässigt haben Aber uns würde nicht einmal nach einem solchen Nachweise die primäre Automatie der Atemzentren dargelegt zu sein scheinen, denn es wurden unberechenbare Reizwirkungen in den Atemzentren selbst durch den schweren Eingriff herbeigeführt.

Foàs Hinweis, daß nach beiderseitiger Vagotomie (am Hunde) der Vagusrhythmus ganz regelmäßig fortgesetzt wird, auch wenn zugleich in unvergleichlich schnellerem Tempo künstliche Ventilation unterhalten wird, verdient ohne Zweifel volle Beachtung: es wird dadurch nämlich gezeigt, daß die durch letztere in den Thoraxwänden ausgelösten Impulse für den Eigenrhythmus der Atemzentren belanglos sein können. Es scheint überhaupt, daß man auch die normalen regelnden Nerveneinflüsse auf die Atemzentrentätigkeit überschätzt hat.

Die Ansicht, welche insbesondere Baglioni konsequent verteidigt, daß nämlich der Atemrhythmus reflektorischen Ursprunges ist, wird durch die Einwände, die man gegen die Bemühungen zur Erlangung neuer Stützen für die Theorie der primär automatischen Atemzentrentätigkeit machen kann, nicht gefördert: dies würde nur ein direkter Nachweis der Unentbehrlichkeit der afferenten Nervenimpulse für den Atemrhythmus tun können, während man heutzutage dank den Arbeiten der Vertreter einer primären Automatie der Atemzentren, eher den Eindruck weitgehender Entbehrlichkeit dieser Impulse bekommt. Auch die Anschauung über den reflektorischen Ursprung des Atemrhythmus („reflektorische Automatie") wird eben nur als eine Theorie weiterleben, allerdings nur unter der Bedingung, daß sie die Bemühungen um den Nachweis der Entbehrlichkeit der afferenten Nervenimpulse zu entkräften vermögen wird; sie tut dies aber heutzutage mehr durch Voraussetzungen, als durch direkte Beweise; immerhin

ist auch dies für den Fortgang unserer Erkenntnis vorteilhaft, denn durch diese hypothesierenden Einwände werden neue Experimente zur Bekräftigung der Ansicht von primärer Automatie der Atemzentren veranlaßt.

Auf der anderen Seite wird auch noch die Ansicht von der auf den Blutreizen beruhenden „Automatie" aufrecht erhalten, indem insbesondere der Sauerstoffmangel oder die Erhöhung des Kohlendioxyddruckes im Blute für die eigentlichen „Ursachen" der rhythmischen Atemzentrentätigkeit (= Atemreize) gelten. In der Tat wird bei den Säugetieren durch diese beiden Faktoren der Atemrhythmus angefacht, während Erniedrigung des Kohlensäuredruckes und teilweise auch Erhöhung der Sauerstoffversorgung der Atemzentren apnoische Zustände herbeiführt (s. weiter unten). Es wurde sogar versucht, aus den durch die Atembewegungen herbeigeführten Oszillationen dieser Faktoren den Rhythmus der Atemzentrentätigkeit zu erklären, obwohl sich allerdings auch bei kontinuierlicher Einwirkung dieser Faktoren die Rhythmizität der Atmung begreifen ließe. Wir glauben aber, daß man die an die Aenderungen der Blutbeschaffenheit geknüpften Aenderungen des Atemrhythmus völlig befriedigend in die Theorie der primären Automatie der Atemzentrentätigkeit einschließen kann, indem man den Kohlensäuredruck, den Sauerstoffmangel, resp. andere Faktoren des inneren Mediums als Reize auffaßt, durch die der primär automatische Rhythmus geregelt wird. —

Wir können diese Reize des inneren Mediums, ebenso wie die Nervenreize, in Hinsicht auf das Protoplasma der zentralen nervösen Atemapparate gleichsam als äußere Faktoren ansehen, im Anschluß insbesondere an Lucianis (200) Ausführungen über die eigentliche Automatie (von uns „primäre" genannt), die in dem Lebensgeschehen der Atemmuskelzentren selbst begründet zu sein scheint und für die gewisse Bedingungen einerseits in einer bestimmten Beschaffenheit des inneren Mediums, andererseits in gewissen nervösen Beeinflussungen liegen; die beiden Arten von Einflüssen bedingen den gegebenen Grad der Reizbarkeit der zentralen Apparate, um insbesondere bei plötzlichen Aenderungen aus der Rolle der Bedingungen in diejenige der Reize überzugehen. [Baglioni (15) hält nur die adäquaten Nervenreize für Atemreize, während er die Blutgase bloß den Grad der Erregbarkeit der Atemzentren bedingen läßt.] Für diese Ansicht haben wir vom vergleichenden Standpunkt aus insbesondere bei den niederen Wirbeltieren (s. p. 654, 780 usw.) unserer Meinung nach gewichtige Gründe gesammelt, und es scheint keine wesentliche Schwierigkeit zu bereiten, diese Anschauungsweise auch auf die Säugetiere (wie auch auf Reptilien, p. 780 und Vögel) auszudehnen; im Gegenteil, es lassen sich für dieselbe auch bei den Säugetieren Stützen gewinnen.

Es ist gerade der vergleichende Standpunkt, der uns von gewissen bei der Betrachtung der Atemzentrentätigkeit der Säugetiere eingebürgerten Vorurteilen zu befreien imstande ist. Vom vergleichenden Standpunkte eröffnet sich uns ein freier Ausblick auf allgemeinere Gesetzmäßigkeiten, die bei Betrachtung einer kleineren Tiergruppe leicht verdeckt werden. Indem wir auf die in den früheren, insbesondere die den niederen Wirbeltieren gewidmeten Abschnitte bezüglich der Einzelheiten verweisen, bemerken wir an dieser Stelle nur, daß es Atemrhythmen gibt, deren zentrale Mecha-

nismen gar keine feine Einstellung auf die Aenderungen der Blutbeschaffenheit besitzen, welche Eigenschaft eben die Atemzentren der Säugetiere in so hohem Grade auszeichnet. Diese Atemzentren sind allerdings durch Nervenreize beeinflußbar, aber es scheint hier keine so verwickelte Beziehung, insbesondere auch nicht jenes enge Verhältnis zu speziellen afferenten Reizen, die man bei den Säugetieren sogar als die adäquaten Reize der Atemzentren aufgefaßt hat (BAGLIONI), vorzuliegen. Es läßt sich bei diesen Atemrhythmen, deren Zentren sichtlich eine primitivere Organisation haben, aber auch bei denjenigen, die — allerdings bei weitem nicht so rasch und in so empfindlicher Weise — auch auf Aenderungen des Sauerstoffgehaltes im inneren Medium reagieren (z. B. Kiemenatemzentren der Fische), feststellen, daß sie unter möglichst natürlichen Verhältnissen bei Ausschluß störender äußerer Reize und bei verhältnismäßiger innerer Ruhe der Tiere eine periodische Tätigkeit aufweisen, um erst durch Nervenreize (oder bei Sauerstoffbedürfnis) zu einer ununterbrochenen rhythmischen Tätigkeit veranlaßt zu werden. (Diese Atemrhythmen sind nicht nur auf die Kopfbewegungen beschränkt, sondern treten auch in anderen, sogar den distalsten Körperabschnitten auf.) Von besonderem Interesse ist weiter die ontogenetische Entwicklung dieser verschiedenen Atemrhythmen, bei der man dasjenige Verhalten, welches die ausgebildeten Stadien der Atemzentren charakterisiert, stufenweise im Werdegange verfolgen kann, so daß z. B. diejenigen Atemrhythmen, welche zuerst durch erniedrigten Sauerstoffdruck gar nicht zu dyspnoischer Tätigkeit angeregt werden, diese Fähigkeit später erlangen, oder daß ursprünglich vereinzelte und unregelmäßig auftretende Atemakte sich zu mehr oder minder regelmäßigen Perioden gruppieren, bis endlich, wohl nach voller Betätigung der verschiedensten mit den komplizierteren Lebensäußerungen des in der Entwickelung fortgeschrittenen Tieres verbundenen Reize, ein ununterbrochener Rhythmus zustande kommt.

Auf Grund dieser Beobachtungen kann man die Ansicht aussprechen, daß es sich da um eine Aeußerung der primären Automatie der Atemzentrentätigkeit handelt, die erst sekundär durch Hinzutreten der Nervenreize resp. auch der spezifischen Blutreize abgeändert resp. reguliert wird; es läßt sich insbesondere in betreff der letzteren direkt nachweisen, daß sie bei der Ontogenese gewisser Atemzentren erst nachträglich zur Geltung gelangen. Auch während der Ontogenese der Atemzentrentätigkeit der Säugetiere könnte man ähnliche Verhältnisse voraussetzen, und es liegen da schon Beobachtungen vor, daß intra uterum bei Ausschluß aller äußeren Reize und unter den günstigsten Bedingungen der Blutbeschaffenheit eine periodische Tätigkeit des Atemzentrums auftritt (s. weiter unten).

Ueber die inneren Bedingungen dieser primären Automatie sind wir bisher ungenügend unterrichtet. Es müßten erst spezielle eingehende Untersuchungen, insbesondere auch physikalisch-chemischer Art, ausgeführt werden, um darzulegen, auf welche Weise die in den zentralen nervösen Atemapparaten verlaufenden Lebensprozesse zu rhythmischen Innervationsentladungen führen, worin ein deutlicher Unterschied gegenüber den meisten Mechanismen des Zentralnervensystems bestehen würde (es treten auch sonst mannigfache rhythmische Lebensäußerungen im Zentralnervensystem auf, die in neuerer

Zeit zum Gegenstand ausgedehnter Forschung gemacht wurden, doch handelt es sich hier, wie es scheint, größtenteils um Erscheinungen, die wesentlich reflektorisch, aus komplizierten Beziehungen von Erregungen und Hemmungen in den allerdings mit spezifischen Eigenschaften ausgestatteten zentralen Nervenorganen resultieren — Sherrington, Graham Brown, Verworn, Fröhlich u. a.).

Die Regulation der automatischen Atemzentrentätigkeit durch Nervenreize.

Wir wollen nun in aller Kürze die Art der Abänderungen berühren, welche der primäre automatische Rhythmus der Atemzentren erleidet durch nervöse und durch Blut-Reize. Es hat hier in neuerer Zeit Luciani (200) eine allgemeine Charakteristik dieser Beeinflussung gegeben: die afferenten Nervenbahnen regulieren die Tätigkeit der Atemzentren, indem sie bewirken, daß Ventilationsbewegungen mit minimalem Energieverbrauch zustande kommen, und zwar sollen die Nervenimpulse die Frequenz des Atemrhythmus, die Blutreize die Tiefe der Atemakte beeinflussen. Aehnlich äußert sich Scott (283), der nach der Vagotomie bei Hervorbringung von Sauerstoffmangel oder Kohlendioxydanhäufung im Blute nur größere Exkursionen, aber gleiche Frequenz beobachtete (er hält den Vagus gleichsam für den sensorischen Nerven der Atemmuskeln, deren Tätigkeit nach der Vagotomie ataktisch würde); aber es scheint, daß eine solche Auseinanderhaltung der Wirkungsweise der Nerven- und Blutreize sich kaum konsequent durchführen läßt (es kommen z. B., s. Foà, auch bei vagotomierten Tieren einige Stunden nach der Operation durch Kohlendioxydeinwirkung frequentere Atembewegungen zustande).

Die Nervenzentren, die den Atemrhythmus beeinflussen können, sind sehr mannigfaltig: es sind da insbesondere die in den peripheren Atemapparaten selbst durch die Atembewegungen zustande kommenden Reizkomplexe (insbesondere in den Lungen, den Atemmuskeln, Sehnen, Gelenken etc.); den zuletzt erwähnten „propriozeptiven“ Reizen gebührt für die geordneten Atembewegungen wohl dieselbe Bedeutung, wie für die Muskeltätigkeit überhaupt; aber auch unabhängig von den Atembewegungen gibt es kontinuierliche, in den peripheren Organen entstehende, oder auch gelegentlich erscheinende Nervenreize (von der äußeren Oberfläche, den Schleimhäuten der Atemwege usw.).

Die Hering-Breuersche Theorie (1868) der Selbststeuerung der Atmung vermittels der Vagi, welche sich auf die Wirkung der natürlichen Erregungen der Vagusendigungen in den Lungen stützte (im Gegensatz zu den früher ausgeführten Ausschaltungen oder künstlichen Reizungen der Vagi in ihrem Verlaufe), erklärte die Aufeinanderfolge der Phasen der Atemakte so, daß jede Lungenerweiterung die betreffende inspiratorische Tätigkeit hemmt und so die nächstfolgende Exspiration herbeiführt, während der exspiratorische Kollaps der Lungen die folgende Inspiration auslöst. Ohne auf die Fülle der nachfolgenden Untersuchungen einzugehen (s. z. B. Schenck, 276; Boruttau, 39; Dose, 70), bei denen es sich hauptsächlich darum handelt, das Förderungs- und Hemmungsgeschehen in den Bahnen der Vagi während der Atemphasen zu bestimmen (dabei war ins-

besondere die Methode der reizlosen Ausschaltung der Vagi durch Abkühlung oder durch Anelektrotonus, s. Schenck, von großer Wichtigkeit), läßt sich das allgemeine Ergebnis dieser Vagusuntersuchungen so ausdrücken, daß die Vagi als Regulatoren die Energieausgabe ökonomisch verteilen und die Atemzentren vor der Erschöpfung durch extreme Innervationsentladungen (fruchtlose Inspirationsanstrengungen, Gad, 106) schützen; sie üben einen wesentlichen Einfluß auf die Art aus, wie sich die geatmeten Luftvolumina auf die geeignete Zahl von Atembewegungen zweckmäßig verteilen (Lindhagen, 193).

Gegen die Hering-Breuersche Theorie haben sich neuerdings Boothby und Berry (36) gewendet. —

Daß im physiologischen Verhalten der Vagi bei den verschiedenen Säugetieren bemerkenswerte Unterschiede vorkommen, ebenso wie bei den Phrenici usw., dafür haben wir eine Reihe von Belegen gesammelt, doch läßt sich bisher nichts Allgemeines daraus ableiten.

Es muß aber bemerkt werden, daß nicht nur infolge der Dehnung und des Kollapses der Lungen auf den Bahnen der Vagi Erregungen den Atemzentren rhythmisch zufließen, sondern daß es auch eine stetige, ununterbrochene Beeinflussung der letzteren gibt (s. schon Hering u. Breuer, weiter Loewy, 198).

Hinsichtlich des langen Streites über inspirationsanregende und inspirationshemmende afferente Beeinflussung der Atembewegungen scheint die neue Angabe von Barry (19) von besonderem Interesse zu sein, nach welcher die inspirationshemmende Fähigkeit in erster Reihe dem visceralen Nervensystem (Vagus), dagegen die inspirationserregende den „somatischen" Nerven der Thoraxwände zugesprochen wird.

Es ist höchst wahrscheinlich, daß sich an der Atemregulierung überhaupt alle afferenten Bahnen der Atemmuskeln sowie entsprechenden Gelenke usw. des peripheren Atemapparates beteiligen, wie dies z. B. bei den Kehlkopfatembewegungen (bei Einstellung der Thoraxatembewegungen und nach Vagusdurchtrennung schon vor Barry) du Bois Reymond und Katzenstein (79) nachgewiesen haben, indem sie durch passive Bewegungen des Brustkorbes ein regelmäßiges Spiel der Glottis auslösten. Lange vorher hat Campbell Graham (130) aus der Abdominalhöhle ziehende afferente Bahnen nachgewiesen, die sich ähnlich denjenigen der Vagi in bezug auf die Atembewegungen verhalten, aber durch die Splanchnici in das dorsale Mark eintreten. Baglioni (14) hat nachgewiesen, daß durch die Reizung der zentripetalen Fasern des Phrenicus (durch künstlich hervorgebrachte Muskelkontraktion) auch nach der Vagotomie eine exspiratorische Stellung der Nasenlöcher (Verengerung) hervorgerufen wird; Glottisbewegungen vom Phrenicus aus hat Schenck (276) ausgelöst, auch von den Vagi ist dies möglich, s. Grossmann (133) und Kreidl (173), allerdings sind die Wirkungen von anderer Art, als die von du Bois Reymond und Katzenstein hervorgebrachten, was von der Kompliziertheit der Regulationsverhältnisse zeugt. Nach Sjöbloms (289) Reizversuchen kommt den zentripetalen Fasern des N. phrenicus, der Nn. intercostales, ischiadici, splanchnici ebenso wie den Nn. vagi eine spezifisch verschiedene Beeinflussung der Atemakte zu, indem z. B. die Hemmung den Nn. vagi und splanchnici eigen ist, wobei aber die Splanchnici nur eine übermäßige Inspiration hemmen

sollen, die Vagi dagegen jede Volumänderung der Lungen, oder die Phrenici, Intercostales und Ischiadici bei schwacher Reizung Inspiration, bei starker Exspiration auslösen und gleichsam die Antagonisten der Vagi darstellen sollen. Endlich kommen auch verschiedene andere zentripetale Beeinflussungen der spinalen und zentralen Bahnen in Betracht, auf welche genauer einzugehen hier nicht der Ort ist. (Ueber die angeblich spezifische Wirkung auf den zentralen Atemapparat des N. depressor — Verstärkung der Exspiration bis zur Einstellung der Atmung, s. bei GALLERANI, 109.)

Von besonderem Interesse sind die Angaben über Rhythmusabänderungen; so berichtet VARALDI (306) über die bemerkenswerte Beziehung zwischen der Lokomotion und den Respirationsbewegungen des Pferdes: beim Gange, Trab und Galopp wird im allgemeinen eine Uebereinstimmung zwischen dem Rhythmus der Lokomotions- und Atembewegungen vorgefunden, welche Kongruenz sich sogar auf die einzelnen Phasen dieser beiden Arten von Bewegungen ausdehnen soll. Es handelt sich um eine Anpassung der zentralen Innervationsimpulse aneinander, wohl durch Vermittlung der peripheren Reize bedingt. In der Ruhe zählt man 8—12 Atemzüge in der Minute, beim Gange (19 Gangbewegungen in 20 Sekunden) war die Zahl der Atemzüge 19, beim Trabe 21. Während des Trabes und noch weit auffälliger während des Galopps erscheinen die Respirationskurven des Thorax in großen Wellen periodisch gruppiert. Neuerdings hat JAPPELLI (161) ähnliche Erfahrungen gesammelt. Uebrigens haben schon vor längerer Zeit DASTRE und PAMPOUKIS (60) beim Schaukeln der Hunde eine ähnliche Ausbildung eines neuen Rhythmus der Atembewegungen beobachtet und analysiert.

Von den Einflüssen der oberen (Hirn-) Bahnen (über die „oberen Atemzentren“ s. 974) käme für die Regulation der Atmung höchstens vielleicht ein angeblich tonischer (Hemmungs-) Einfluß der hinteren Corpora quadrigemina in Betracht (LEWANDOWSKY, 191), dessen Bedeutung ungefähr mit derjenigen der Vagi verglichen zu werden pflegt (s. auch ASHER und LÜSCHER, 6; NIKOLAIDES, 233; JAPPELLI, 161). (Die reflektorische Beeinflussung der Atmung von den Hirnnerven aus s. 975.)

Die Regulierung der automatischen Atemzentrentätigkeit durch Blutreize.

Von den Blutreizen, die an der Regulierung der primären Automatie der Atemzentren bei den Säugetieren beteiligt sein können, sind der Einfluß des Sauerstoffmangels und der Kohlensäureanhäufung am besten erforscht. Während man früher bei den Asphyxieversuchen keine genügende Analyse der beteiligten Faktoren vorgenommen hatte, haben spezielle Versuche mit Erstickung in reinem Sauerstoffmangel und Versuche mit reiner Kohlensäureeinwirkung die Verschiedenheiten dieser beiden Zustände beleuchtet, sowohl was das Verhalten der Atemzentrentätigkeit als auch was die übrigen Reaktionen des Zentralnervensystems betrifft (s. insbesondere bei MIESCHER, 218 und MAREŠ, 207).

Auch unter den in mäßigen Grenzen sich betätigenden Wirkungen der beiden Faktoren — wie sie bei der Regulierung des Atemrhythmus unter den normalen Lebensbedingungen eine Rolle spielen — scheint ihnen nach den Ergebnissen mancher Autoren eine verschiedene Aufgabe zuzukommen, während es sich nach anderen um eine bloße algebraische Summierung der im wesentlichen gleichen Effekte der beiden Regulationsfaktoren handelt. Die endliche Entscheidung darüber, welcher Mechanismus bei der Regulierung der Atemzentren-

tätigkeit der Säugetiere durch das Blut der wichtigste ist, läßt sich erst von der Zukunft erwarten, obwohl es heute scheint, daß sich die Wage immer mehr auf die Seite des Kohlensäuregehaltes, oder richtiger: der Kohlensäurespannung im Blute (resp. in den Lungenalveolen) neigt.

Es kann nicht genug MIESCHERS Würdigung mancher älteren Untersuchungsmethoden bei Erforschung der Atemregulation bei den Säugetieren auch heute beherzigt werden: „Mit roher Hand“, sagt er, „haben wir durch unsere Erstickungsversuche und Nervendurchschneidungen den Mechanismus der Atmung zerlegt; ..... um den Apparat wieder im Geiste zusammensetzen zu können, müssen wir fortan wieder mehr als bisher das feine Spiel der Uhr in seinem ungestörten Gange unter möglichst normalen Bedingungen beobachten.“ Seine kritischen Betrachtungen und Experimente haben ihn zu der Ansicht geführt, daß — da die Atembewegungen die Aufgabe haben, dem Gehirn unter allen Umständen ein recht hohes Minimum an Sauerstoffzufuhr zu sichern — es nicht angemessen wäre, hier mit dem Messer (d. h. Sauerstoffmangel!) am Lebensfaden herumzuspielen für einen Zweck, der durch ungefährliche, untergeordnete Einrichtungen besorgt werden kann; er findet, daß die Selbsthilfe des Sauerstoffmangels (d. h. als Regulator des Atemrhythmus) mangelhaft abgestuft ist, denn es folgen bald auf die ersten Reizungserscheinungen schon die Vorboten des Todes — aber die Kohlensäure als Reiz der Atemzentren stellt den Grad der Atemtätigkeit wie eine wahre Mikrometerschraube ein; sie „breitet ihre schützenden Fittiche über das Sauerstoffbedürfnis“ des Säugetierkörpers aus.

An diese Ansichten dürfen wir die neue Lehre von HALDANE, PRIESTLEY (136, 137), DOUGLAS (71, 72) und anderen englischen Forschern anknüpfen, die — um in der alten Sprache zu reden — den „eigentlichen Atemreiz“ bei den Säugetieren in der Kohlensäurespannung der Alveolarluft und folglich des Blutes erblicken. Es soll in der Norm das Atemzentrum kontinuierlich, ohne Oszillationen tätig sein, indem es nach der Art eines Schwungrades den CO_2-Druck im Blute resp. in der Alveolärluft annähernd konstant erhält, und auf eine z. B. von außen hervorgebrachte Steigerung des CO_2-Druckes bloß um nur 0,22 Proz. (= 1,6 mm) schon durch eine Verdoppelung der Lungendurchlüftung reagiert, während durch entsprechende Verkleinerung der CO_2-Spannung Apnoë herbeigeführt wird; der Sauerstoffdruck kann aber vielmals stärker verkleinert werden, bis er die Atemzentren erregt; durch den Sauerstoffmangel soll (ähnlich wie bei dem Regulator der Dampfmaschine) rasch ein „Jagen“ bedingt werden; der Sauerstoffmangel (resp. die dabei entstehenden, von der Norm abweichenden Stoffwechselprodukte) besitzt für die Regulierung der Atmung Bedeutung, indem er Bedingungen schafft, unter denen das Atemzentrum schon auf geringere CO_2-Druckwerte reagiert als sonst (es wird durch den Sauerstoffmangel gleichsam die Erregbarkeit des Atemzentrums für den Kohlensäurereiz gesteigert). Aehnlich läßt LEIMDÖRFER (188) den Sauerstoffmangel den Kohlensäurereiz unterstützen; s. teilweise auch MILROY (220); LINDHARD (194) faßt die Kohlensäure als den adäquaten Reiz des Atemzentrums der Säugetiere, während die Reizbarkeit durch den Sauerstoffmangel und andere Faktoren bedingt wird. Die Herabsetzung des Kohlensäuredruckes unter einen gewissen Wert hat

Atemeinstellung zufolge (vgl. schon den berühmten Versuch FREDERICQs mit gekreuzter Gehirnzirkulation), auch dann, wenn zugleich ein erheblicher Sauerstoffmangel herrscht, ja es kann dabei sogar zur Erstickung kommen (HALDANE und POULTON, 136; s. auch CAMPBELL u. a., 47, 48; YAMADA, 325; JENNI, 162; STRAUB u. a., 297).

WINTERSTEIN (319, 320, 321, 322) ist aber, bei voller Anerkennung, daß die Kohlensäure einen wichtigen, innerhalb gewisser Grenzen sogar den einzigen chemischen Regulator der Atmungstätigkeit darstellt und daß bei Absinken der CO_2-Spannung unter ein gewisses Maß die Tätigkeit der Atemzentren aufhört, beflissen, auch den Sauerstoffmangel zur vollen Geltung kommen zu lassen; nach LEHMANN, HILL und FLACK (150), HENDERSON (142) sieht er in der regulatorischen Wirkung der Kohlensäure im wesentlichen ihre Natur als Säure zutage treten, und im gleichen Sinne faßt er auch die Wirkung des Sauerstoffmangels auf, resp. der säureartigen Produkte, die während des letzteren entstehen. In seinen Durchspülungsversuchen an neugeborenen Säugetieren hat WINTERSTEIN (319) mit etwa 2—3 Vol.-Proz. Kohlendioxyd bei bestehender Apnoë langsame, ganz rhythmische Atmungsbewegungen ausgelöst, dagegen bei Verwendung von sauerstoffarmer RINGERscher Lösung ohne Erregungswirkungen Erstickung beobachtet, was er auf die bei seiner Methode zustande kommende Ausspülung der „Erstickungsstoffe" zurückführt, denn nach Zugabe von Salzsäure, Schwefelsäure, Phosphorsäure, Essigsäure, Milchsäure usw. zur Durchspülungsflüssigkeit ließen sich Atembewegungen hervorrufen, während Laugelösung umgekehrt wirkte Weder der Sauerstoffmangel als solcher, noch die Kohlensäurespannung als solche, sondern einzig und allein die Wasserstoff-Ionen-Konzentration des Blutes würde die chemische Regulierung der Atmung besorgen. SIGNORELLI (285) hat für Milchsäure, QUAGLIARIELLO (253) für die Salzsäure in gewissen Grenzen Ergebnisse erzielt, die sich denjenigen von WINTERSTEIN anreihen lassen; s. auch MILROY (220) und PORGES (248).

WINTERSTEIN gegenüber bemerken LAQUEUR und VERZÁR (185), daß sie bei ihren vergleichenden Versuchen über die Säurewirkungen bei der Kohlensäure eine spezifische Einwirkung auf die Tätigkeit der Atemzentren, im Vergleich mit anderen Säuren, erhalten haben, sogar bei neutraler, ja schwach alkalischer Reaktion. Von den neuen Untersuchungen wäre noch HASSELBALCH (139) anzuführen, nach welchem die Kohlensäure durch ihren Säurecharakter auf das Atemzentrum einwirkt; durch die Lungenventilation wird eine Norm für die C_H des Blutes aufrecht erhalten („Neutralitätsreaktion"); die CO_2-Spannung in der Alveolarluft wird von den beiden Faktoren beherrscht: der Neutralitätsreaktion und der Atemzentrenreizbarkeit. CAMPBELL, DOUGLAS, HALDANE, HOBSON heben hervor, daß die Erhöhung der alveolären CO_2-Spannung um 1,6 mm (= 0,22 Proz.), die zu einer so auffälliger Reaktion der Atemzentren führt (s. oben), keine meßbare Veränderung der H-Ionen-Konzentration nach sich zieht; sie halten dies für eine Stütze der HASSELBALCHschen Ansicht und meinen, daß die Neutralität des Blutes vielleicht auch durch die Nieren (s. HASSELBALCHs Harnuntersuchungen), nicht nur durch den Gaswechsel reguliert werden kann.

Auch LOEVENHARTS (197) Ansicht verdient Beachtung (sowohl in Hinsicht auf die geschilderten Säurewirkungen als auch auf die

weiter zu berührenden Alkalieinflüsse); er hält dafür, daß die Reizung der Atemzentren primär durch Oxydationsabnahme innerhalb derselben zustande kommt: die Säuren, auch die Kohlensäure sollen auf diese Weise wirken, während die Oxydationszunahme (z. B. auch durch Alkalien bedingt) depressive Aenderungen herbeiführen soll.

Von unserem vergleichenden Standpunkte dürfen wir darauf hinweisen, daß wir bei manchen Wirbellosen — sofern bei ihnen die Regulation der Atemrhythmik durch direkte Einwirkung des Gasgehaltes auf die zentralen nervösen Atemorgane, und nicht nur reflektorisch bedingt ist — insbesondere aber bei den Fischen und Amphibien im Sauerstoffmangel des inneren Mediums den eigentlichen, außerordentlich wirksamen Reiz für die Tätigkeit der Atemzentren erkannt haben, während dies für die Kohlensäure gar nicht der Fall war (bei den Fischen und Amphibien ist eine erregende Wirkung der Kohlendioxydanhäufung im Blute bisher nicht erwiesen). Auch bei den Reptilien (insbesondere bei den Lacertiliern) ist durch den reinen Sauerstoffmangel eine auffällige dyspnoische Erregung der Atemzentren zu erzielen, bei den Lacertiliern (s. p. 836), daneben auch durch die Kohlensäureanhäufung, während bei den Crocodiliern die Kohlensäure nur hemmend einwirkt. Für die Vögel ist die Reizeinwirkung der Kohlensäureanhäufung durch gewisse Versuche (p. 940) zweifelhaft geworden. Bei diesem Sachverhalte möchten wir der Ansicht derjenigen Forscher beistimmen, welche dem Sauerstoffmangel des inneren Mediums eine wichtige direkte Regulationswirkung bei den Säugetieren zusprechen, denn damit würde sich eine Einheitlichkeit in der physiologischen Organisation der nervösen zentralen Apparate in der Tierreihe ergeben. Aber auf der anderen Seite sehen wir wiederum, daß es sogar bei den Wirbeltieren eine Mannigfaltigkeit der Atemmechanismen gibt, indem einige nicht einmal durch den Sauerstoffmangel des Blutes, einige nur durch den letzteren, andere durch den letzteren und durch die Kohlensäureanhäufung zur dyspnoischen Tätigkeit angeregt werden: es ist also möglich, daß die Säugetiere (und teilweise die Vögel?) insofern einen neuen Regulationstypus darstellen, als bei ihnen der Kohlensäuredruck den Hauptfaktor bilden würde, während dem Sauerstoffdruck im Blute nur eine Nebenbedeutung zukäme.

Es wäre vielleicht möglich, vom vergleichenden Standpunkte die Verhältnisse der Blutregulation der Atmung bei den Säugetieren an die von uns bei den Lacertiliern sichergestellten anzuknüpfen. Bei den Lacertiliern scheint sowohl der Sauerstoffmangel als auch die Kohlensäureanhäufung im Blute dyspnoëerregend zu wirken, obwohl dieser Effekt nicht von gleicher Art ist: es muß nämlich der Sauerstoffdruck der Einatmungsluft bedeutend erniedrigt werden, um die bei schon geringer Kohlensäuremenge in der letzteren resultierende Dyspnoë herbeizuführen, und auch sonst bestehen manche Verschiedenheiten. Aber am wichtigsten ist hier die Erfahrung, daß, auf Grund der Folgen einer vorübergehenden schwachen Reizung durch Sauerstoffmangel, die nachher applizierte geringe Menge von Kohlendioxyd eine bedeutend mächtigere Erregung der Atemzentrentätigkeit bedingt, als sonst. Es handelt sich da nicht um bloße Summierung zweier Reize, sondern um Multiplizierung der Kohlensäurewirkung auf der Basis der

— augenfällig — abgeklungenen Sauerstoffmangelerregung (der sehr starke und lange ausdauernde Effekt des Kohlensäureeinflusses erscheint nämlich, wenn nach dem Sauerstoffmangelversuche die Atembewegungen schon zur Norm zurückgekehrt sind). Man könnte hier gleichsam von einer Sensibilisierung des Atemzentrums durch den Sauerstoffmangel für die Wirkung der Kohlensäure reden. Und dasselbe besagt im Grunde die neuerdings von den englischen Autoren für die Säugetiere ausgearbeitete Hypothese. Die Einstellung der Atemzentren der Säugetiere auf den CO_2-Druck des Blutes würde also in den Verhältnissen bei gewissen jetzt lebenden Reptilien ihr Analogon haben, und es wäre möglich, eine phylogenetische Weiterentwicklung dieser Einrichtung bei den reptilienartigen Vorgängern der heutigen Säugetiere vorauszusetzen. Da es aber bekannt ist, daß die niedrigst organisierten Säugetiere in mancher Hinsicht sowohl morphologisch als auch physiologisch sich eng an die Reptilien anschließen, so wäre sogar die Möglichkeit vorhanden, unserer Ansicht experimentelle Stützen durch Versuche an Monotremen zu verschaffen.

Man könnte sagen, daß sich bei dem Bedürfnisse des Säugetierstammes, möglichst feine Regulationsmechanismen des Atemrhythmus zu besitzen (mit Rücksicht auf die Homoiothermie usw.) der eine Faktor — der Kohlensäuredruck des Blutes — als bedeutend geeigneter für die Weiterentwicklung erwiesen hat, als der andere, der Sauerstoffgehalt des Blutes, und so würde dem letzteren die sekundäre — doch ebenfalls sehr wichtige — Rolle des Sensibilisators der Atemzentren zugewiesen.

Der vergleichende Standpunkt erweist sich hier auch in der Richtung vorteilhaft, als er gestattet, bei Reptilien gewisse Versuchsanordnungen zu verwenden, die bei den mit anscheinend im wesentlichen ähnlich organisierten Atemzentren ausgestatteten Säugetieren nicht möglich wären (wegen der geringen Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel usw.). — Von demselben Standpunkte aus haben auch die Versuche an winterschlafenden Säugetieren eine gewisse Bedeutung (s. unten, obwohl es sich dabei zugleich um qualitative Veränderungen des Lebensgeschehens im Zentralnervensystem handeln kann): die auf unsere Anregung ausgeführten Versuche (DÝŠEK, 85) haben da ergeben, daß sowohl die Kohlensäureanhäufung als auch der Sauerstoffmangel dyspnoisch wirken; es wäre wünschenswert, an den Winterschläfern auch noch eine Untersuchung über die eben geschilderte Sensibilisierung des Atemzentrums anzustellen.

In der eben gegebenen Uebersicht haben wir die Möglichkeit berührt, daß sowohl der Sauerstoffmangel als auch die Kohlensäure als Regulatoren der Atemzentrentätigkeit diese Rolle vielleicht vermittels physikalisch-chemischer Faktoren (nach einigen Forschern sogar Faktoren derselben Natur) spielen. Es läßt sich erwarten, daß die aufblühende physikalisch-chemische Forschungsrichtung in der Physiologie uns mit noch anderen Faktoren bekannt machen wird. Die von WINTERSTEIN, HERLITZKA u. a. ausgearbeiteten Methoden der künstlichen Zirkulation werden da in Betracht kommen neben den insbesondere von den englischen und dänischen Autoren gepflegten Forschungsmethoden unter möglichst natürlichen Bedingungen; auch den vergleichenden Arbeiten wird da gewiß ein wichtiger Anteil zuerkannt werden müssen.

Nach Loewy (199) sind die nach der Isolierung von den afferenten Bahnen in langsamem Rhythmus tätigen bulbären Atemzentren gegen die Steigerung des Kohlendioxyddruckes und gegen Sauerstoffmangel ebenso empfindlich, wie sonst. Ueber die spinalen Atemzentren s. p. 965 ff.

Zur Analyse einiger besonderen Formen der Atemzentrentätigkeit bei den Säugetieren.

Bei den in gedrängter Uebersicht angeführten Bedingungen der Atemzentrentätigkeit (siehe aber noch weiter unten über die Temperatur usw.) läßt sich erst durch eine eingehende Analyse entscheiden, auf welche Weise die verlangsamte und flache, oder die beschleunigte und vertiefte Lungendurchlüftung in gegebenem Falle zustande kommt. Wir wollen nur auf einige besondere Fälle hinweisen, die insbesondere vom vergleichenden Standpunkte wichtig sind.

Durch künstliche ausgiebige Ventilation eines Säugetieres läßt sich eine Apnoë hervorbringen, die man zuerst (Rosenthal) nur für eine durch völlige Sauerstoffsättigung des Blutes hervorgebrachte Atemlosigkeit hielt doch hat sich herausgestellt, daß sie — nach einigen Autoren sogar wesentlich — durch Nervenreizung mitbedingt ist [man gibt gewöhnlich an: Vagusreizung, s. aber Eisenhardt (88)]. Nach Foà (97) kommt sie auch nach der Vagotomie zustande. Am besten könnte man sie mit Foà als „vermischte Apnoë" („apnea mista") bezeichnen, indem sich hier nebst den nervösen Hemmungseinflüssen in gleicher Richtung auch die Aenderungen der Blutgase beteiligen können (s. auch Ozorio, 238): es handelt sich dabei teilweise zugleich um eine Apnoë durch Verminderung des Kohlensäuregehaltes, oder „apnea da acapnia" (s. Mosso unten) und um eine geringe Reizbarkeit der Atemzentren, infolge ausreichender Sauerstoffversorgung des Blutes (was insbesondere nach künstlicher Ventilation mit reinem Sauerstoff zu sehen ist: in diesem Falle ist dann zum Wiedererscheinen des Atemrhythmus eine merklich höhere Kohlensäurekonzentration nötig als sonst). S. auch Henderson (142).

Nach Winterstein (318) und Veit (307) ist die (apnoisierende) Wirkung der künstlichen Ventilation für die Atemzentren spezifisch, indem (den Tonus des Vasomotorenzentrums ausgenommen) die Tätigkeit des Zentralnervensystems dadurch nicht beeinflußt wird.

Höchst interessant ist die Angabe von Ozorio, daß die Ateineinstellung sogar bei mehrstündiger Ventilation (300mal in 1 Minute!) in der Wärme — in Buenos Aires — nicht vorkommt, und also durch Abkühlung des Tieres mitverursacht ist.

Die von Meltzer und Auer (212, 213) (teilweise auch schon früher von Volhard) benützte Methode der Ausschaltung der Atembewegungen durch kontinuierlichen bis zur Bifurkation der Luftröhre eingeleiteten Luftstrom unter einem Drucke von etwa 15—20 mm Hg, so daß die Lungen in inspiratorischer Blähung erhalten werden (wobei Kurarisierung möglich ist und die Tiere angeblich viele Stunden lang ohne Erstickungszeichen bleiben), bedingt wahrscheinlich in erster Reihe die Einstellung der Atembewegungen durch mechanischen Reiz. Christiansen und Haldane (56) erblicken in der durch Lungenblähung hervorgebrachten Apnoë eine „chemische" Apnoë, nicht eine mechanische. Aber Githens und Meltzer (124) halten

an der mechanischen Natur derselben fest (sie besteht sogar bei Aufblähung mit 5 Proz. CO_2); nach der Vagotomie kommt sie nicht mehr zustande [s. aber wieder OZORIO (239), nach welchem die Vagi der bei starker Ventilation sich einstellenden Apnoë entgegenarbeiten sollen].

Reine Akapnie-Apnoë (durch Verarmung des Kohlendioxyddruckes im Blute) soll nach FOÀ (99) insbesondere in der von FREDERICQ erfundenen Methode der gekreuzten Zirkulation vorliegen, wo das in einem Hunde künstlich ventilierte Blut zu dem Gehirn des anderen fließt [und umgekehrt, wobei also bei dem zweiten die Nervenreizungen wegfallen und nur die Blutänderung zur Geltung kommt, s. auch LEROY (190), weiter in den Ergebnissen der Natroninjektionen nach HOUGARDY (153), s. auch WERTHEIMER (312, 313), und in den neuen Versuchen FOÀS s. das Orig. (99)]: Bedingung für das Gelingen soll aber bei den erwachsenen Säugetieren die Narkose sein, d. h. künstliche Erniedrigung der Reizbarkeit des Zentralnervensystems, während dies FOÀ bei neugeborenen resp. einige Tage alten Meerschweinchen auch ohne die letzere gelang.

Apnoë infolge reicher Sauerstoffversorgung wird für die Säugetiere von einigen Autoren geleugnet, während sie andere zugeben (s. auch BETHE, 28). Auf Grund der vergleichenden Erfahrungen möchten wir sie auch bei den Säugetieren für möglich halten (s. auch verschiedene Versuche FOÀS, der selbst allerdings nur von Akapnie-Apnoë spricht). Es würden unserer Ansicht nach erst erneute Versuche mit künstlicher Ventilation, in denen die Kohlensäureausschwemmung verhindert würde, darüber entscheiden.

Indem wir uns hier auf diese allgemeine Uebersicht beschränken, wollen wir nun auf einige in dem Leben der Säugetiere vorkommende, auffällige Abänderungen der Atemzentrentätigkeit hinweisen, die sich teilweise auf die eben besprochenen Faktoren zurückführen lassen, obwohl bei ihnen auch noch andere, nicht immer genau analysierte Bedingungen zur Geltung kommen.

In erster Stelle ist dies die fötale Apnoë, eine notwendige Erscheinung in der Ontogenie der Säugetiere; wir wollen dieselbe noch weiter im speziellen Abschnitte besprechen, aber können schon hier bemerken, daß es sich dabei wesentlich (bei Abwesenheit erregender — allerdings auch hemmender — Nerveneinflüsse) um einen Zustand niedriger Reizbarkeit des zentralen Atemapparates handelt, wo bei den vorhandenen günstigen Gaswechselbedingungen im Placentarkreislaufe keine zu höherer Reizbarkeit der Atemzentren führende Anhäufung von Produkten unvollständiger Oxydation besteht und zugleich der zur Erregung des Atemrhythmus erforderliche Kohlensäuregehalt im Blute nicht erreicht wird. Es ist wahrscheinlich, daß sich an diesem Zustande die aktive Regulierungstätigkeit der Endothelien in der Placenta beteiligt. — Doch scheint es nach den weiter anzuführenden Erfahrungen, daß eine solche wirkliche Apnoë eigentlich nur in dem Zeitraume besteht, wo noch nicht die notwendigen morphologischen Einrichtungen (der Atemmuskulatur und des Zentralnervensystems) genügend ausgebildet sind.

Aber auch bei entwickelten und sogar außerordentlich lebhaft tätigen Säugetierorganismen kommen sehr langdauernde apnoische Zustände vor, nämlich bei den tauchenden Wassersäugetieren (worüber deskriptiv ebenfalls in einem speziellen Abschnitte

gehandelt wird). Leider sind uns die betreffenden Mechanismen, welche ein solches Verhalten ermöglichen, unbekannt. Ohne Zweifel sind da kräftige Nervenreize beteiligt, doch müssen hier auch besondere Verhältnisse in bezug auf die Blutreizung und eigentümliche Eigenschaften der Atemzentren (vielleicht des ganzen Zentralnervensystems) vorhanden sein. —

Bei angestrengter Muskelarbeit bei schnell laufenden oder schwimmenden oder auch fliegenden Säugetieren kommt, wie dies schon bei mäßiger Muskeltätigkeit der Fall ist, in großem Umfange der Regulationsmechanismus der dyspnoischen Atmung in Gang; es sind daran wohl teilweise die Blutreize und Nervenreize, aber in noch höherem Grade gewisse Produkte der Muskeltätigkeit (Säuren, Ermüdungsstoffe etc.) beteiligt, denn bei der mächtigen Hyperpnoë kann der Sauerstoffgehalt des Blutes höher, der Kohlendioxydgehalt niedriger angetroffen werden als in der Norm. Nach Krogh und Lindhard (174b) wird die rasche Beschleunigung der Atmung zuerst durch Iradiation im Zentralnervensystem hervorgebracht. Auch hier besitzen wir noch keine genügende Analyse sämtlicher Bedingungen. —

In Beziehung zur äußeren Temperatur, resp. insbesondere auch zur inneren (oder Körper-) Temperatur stehen zwei entgegengesetzte Atembilder, die thermische Polypnoë und die Atmung der Winterschläfer.

Die thermische Poly- oder Tachypnoë (s. speziellen Abschnitt) ist schon teilweise analysiert; es handelt sich da einerseits um reflektorische, andererseits um direkte (zentrale) Wärmewirkung; die bisherigen genaueren Blutgasbestimmungen sprechen für ungefähr normale Verhältnisse des Sauerstoffgehaltes, der Kohlensäuregehalt soll aber etwas kleiner sein, was also etwas abweichend von den oben geschilderten Regulierungsbedingungen wäre; doch ist zu bemerken, daß der Wärmeeinfluß eben überhaupt die Lebensbedingungen der Atemzentren etwas abweichend gestalten kann; außerdem scheint die typische thermische Polypnoë auf einige Säugetierformen beschränkt zu sein, bei denen man mit vielem Recht von einem speziellen thermischen Atemapparate im Dienste der Wärmeregulierung reden darf, dessen Eigenschaften wahrscheinlich von denjenigen der „gewöhnlichen“ Atemzentren sich unterscheiden (und zwar sowohl hinsichtlich ihrer Beeinflußbarkeit durch nervöse, als auch durch Blutreize usw.).

Bei den Winterschläfern ist keineswegs die niedrige Temperierung des Zentralnervensystems der alleinige zureichende Grund der so verlangsamten und auch sonst abgeänderten Atemzentrentätigkeit (s. die deskriptiven Data usw. im speziellen Abschnitte, über das Verhalten der einfach abekühlten Nicht-Winterschläfer aber z. B. bei Tigerstedt in dies. Hdb. III, 2), sondern es handelt sich wohl primär um gewisse durchgreifende Aenderungen sämtlicher Lebensprozesse des Organismus. Die Eigenschaften der Atemzentren im Winterschlafe scheinen sich ebenfalls in mancher Hinsicht von denjenigen des wachen Tieres zu unterscheiden, ja wir möchten insbesondere nach den von Dýšek ermittelten Befunden (s. eingehend weiter im speziellen Abschnitte) schließen, daß es sich um eine wesentliche Annäherung an die Atemzentren gewisser Reptilien handelt. —

Die unter den verschiedenen äußeren und inneren Bedingungen zustande kommenden Fälle der periodischen (CHEYNE-STOKESschen usw.) Atmung können wir an dieser Stelle nicht näher behandeln; es scheint hier zuweilen primär eine herabgesetzte Erregbarkeit des Zentralnervensystems und speziell der Atemzentren vorzuliegen [Narkose usw., PEMBREY und ALLEN, BARBOUR (16, 17), Winterschlaf, Schlaf?], oder es handelt sich um „Jagen“ des zentralen Regulationsapparates der Atmung (s. p. 984) resp. um periodisches Auftreten und Verschwinden der Sauerstoffmangeleinwirkung auf das Atemzentrum (DOUGLAS und HALDANE, 72), vielleicht auch um Akapnieerscheinungen [MOSSO, FOÀ (98), nach dem letzteren auch um Abschwächung der Automatie des Atemzentrums].

Wir haben von vergleichendem Standpunkte auf die Möglichkeit einer Periodik als Ausdruck der primären Automatie der Atemzentrentätigkeit — nachdem die den ununterbrochenen Rhythmus bewirkenden äußeren und inneren Regulierungsfaktoren verschwunden resp. wirkungslos geworden sind — hinzuweisen, worüber noch weiter im Abschnitte über die Ontogenese der Atembewegungen gehandelt wird.

Zur Ontogenie der Atembewegungen.

Der Fötus der Säugetiere entwickelt sich bis zu einer gewissen „Reife“ (die allerdings bei den verschiedenen Arten sich weitgehend unterscheidet; s. unten) im Uterus der Mutter; durch die innige Beziehung der Blutkreisläufe wird er aus ihrem Blute mit Nahrung versorgt und vollzieht ebenfalls auf diese Weise seinen Gasaustausch. In den letzten Tagen, Wochen oder Monaten (je nach der Familien- oder Ordnungszugehörigkeit) ist sein ganzer respiratorischer Apparat vollständig zur Atemtätigkeit ausgebildet, ohne aber in Tätigkeit zu geraten: es besteht die fötale Apnoë. Den letzteren Zustand haben SCHWARTZ (280) u. a. davon abgeleitet, daß die placentare Atmung für die Gaswechselbedürfnisse des Embryo vollständig ausreicht, und daß die Atemzentren des Fötus minder erregbar sind als diejenigen der Mutter. Wird die placentare Atmung gestört, wie dies abnormalerweise schon im Uterus oder zuweilen während des Durchganges durch die Geburtswege und regelmäßig nach der Geburt zustande kommt, so erscheint der erste Atemzug infolge der Erregung der Atemzentren durch das venöse Blut, s. z. B. schon bei LECLARD (187), der sogar bei vorsichtiger Eröffnung des Uterus durch die Häute langsame Atembewegungen der Nasenlöcher, des Brustkorbes sah, insbesondere dann nach der Zusammenziehung des Uterus; neuerdings insbesondere ENGSTRÖMS (91) Erfahrungen an Kaninchen und Meerschweinchen; (wenn aber der Gasaustausch in der Placenta allmählich erschwert wird, kann die Erregbarkeit der Atemzentren vermindert werden und es kann sogar Erstickung ohne Atembewegungen resultieren); s. außer SCHWARTZ bei RUNGE (271), COHNSTEIN und ZUNTZ u. a. Auf der anderen Seite kann aber außer der Störung des Placentarkreislaufs auch durch äußere Reize (der kühlen Luft z. B. nach Eröffnung der embryonalen Hüllen von aus dem Uterus entnommenen Hundeföten, PFLÜGER usw.) der Atemrhythmus ausgelöst werden; s. auch PREYER (152) u. a.

So sind zwei Hauptrichtungen in den Ansichten über die Auslösung des ersten Atemzuges bei dem Säugetierfötus entstanden (verschiedene Abänderungen nicht gerechnet, s. bei Engström, 91). Engström selbst meint, daß das völlig untätige Atemzentrum einerseits durch innere Reize (Anhäufung von Zersetzungsprodukten im Blute nach Störung des Placentarkreislaufes) zur rhythmischen Atemtätigkeit bewegt werden kann, andererseits durch äußere Reize, wo insbesondere einzelne Inspirationsbewegungen ausgelöst zu werden pflegen; allerdings ist der Reizbarkeitszustand des Atemzentrums entscheidend. Neuerdings schließt Foà (97) in bezug auf unsere Frage, daß der Fötus nicht atmet, weil ihn keine äußeren Reize erregen und weil der Kohlendioxydgehalt des mütterlichen Blutes nicht genügend ist, um seine Atemzentrentätigkeit auszulösen, während durch den Geburtsakt sowohl die nötigen Nerven- als auch Blutreize zur Geltung gelangen. Nach der Geburt soll die Kohlendioxydmenge, welche zur Unterhaltung des Respirationsrhythmus notwendig ist, sich immer mehr verringern, und die Reizbarkeit der Atemzentren erreicht (beim Kinde) etwa am 10. Tage das beim Erwachsenen vorhandene Maximum. Die von Winterstein (319) ausgeführten Versuche mit künstlicher Durchspülung der neugeborenen Kaninchen (s. oben) hat Foà an aus dem Uterus genommenen, in warmer Flüssigkeit untergetauchten Meerschweinchenföten wiederholt, wo also die äußeren Reize ausgeschlossen wurden: wenn die Ringersche Durchspülungslösung genügende Menge von Kohlensäure enthielt, erschien der Atemrhythmus, sonst nicht. — Es muß bemerkt werden, daß Winterstein auch dem Sauerstoffmangel, d. h. den dadurch erzeugten Erstickungsstoffen eine atemerregende Wirkung zuerkennt: werden diese durch Zirkulation einer sauerstoffarmen Lösung dauernd ausgespült, so kommt allerdings ihre Wirkung nicht zum Vorschein.

Daß die Atemzentren des neugeborenen Säugetiers erst allmählich die Eigenschaften des entwickelten Organismus erlangen, läßt sich insbesondere bei den auf lange Fürsorge der Eltern angewiesenen Jungen erwarten, doch auch sonst wird eine gewisse Periode der Anpassung an die neuen Verhältnisse vorhanden sein. Für die vergleichende Physiologie der Atemzentren wären systematische Versuche sowohl an Föten als auch an Neugeborenen verschiedener Säugetiergruppen von hohem Belang. Insbesondere kämen hier die so unentwickelten Föten der Marsupialier in Betracht, welche längere Zeit in der Bruttasche der Mutter ausreifen müssen, aber bei ihrer sonstigen Unabhängigkeit von dem Körper der letzteren durch eigene Atembewegungen für ihren Gaswechsel sorgen müssen. Das seltene Material der lebenden Eier und ausgeschlüpften Föten der Monotremen könnte wichtige Ergebnisse in betreff der ganzen Ontogenese der Atemzentrentätigkeit darbieten. Die physiologischen Laboratorien der entsprechenden Weltteile könnten hier der Wissenschaft große Dienste leisten, denn die europäischen und nordamerikanischen zoologischen Gärten werden niemals über eine genügende Anzahl von Versuchsobjekten verfügen. —

Ueber die Ontogenese der Atemmechanik wurde schon oben in betreff der Entwicklung des negativen Druckes in der Pleurahöhle gesprochen; es scheint, daß bis heute die Bedingungen der (nach den meisten Angaben) allmählichen, mehrere Tage (oder Wochen) dauernden Ausbildung dieser Aspirationswirkung der Lungen nicht

genügend erklärt sind. Ueber den Atemtypus der Neugeborenen s. auch schon oben p. 955. PREYER (252) führt KEHRERS (1877) Forschungen an, nach denen bei neugeborenen Kindern vorwiegend die Thoraxatmung besteht, während die Zwerchfelltätigkeit gering sein soll, was auch das „stürmische Atmen" der neugeborenen Kaninchen und Meerschweinchen sowie der aus dem Uterus entnommenen fast reifen Früchte bedingen soll; nach KEHRER soll noch bei 27 Tage alten Hunden das Ueberwiegen der thorakalen Atmung vorhanden sein, während beim Kinde in der 2. Woche schon ausgiebige diaphragmatische Atmung besteht (s. noch weiter bei SCHIEFFERDECKER, 278). Neuerdings gibt GODIN (126) an, daß zu der fast nur thorakalen Inspiration beim Kinde in der Pubertät die abdominale Atmung sich hinzugesellt.

Eingehender wurde in neuerer Zeit die Ontogenese des Rhythmus der Atemzentrentätigkeit berücksichtigt, insbesondere beim Menschen. Bei PREYER finden wir die Angabe, daß bei dem Neugeborenen keine Rhythmik vorkommt: die Atmung ist unregelmäßig, es treten apnoische Pausen auf usw., was auch für die untersuchten Tiere gelten soll.

AHLFELD (2) verteidigt in neuerer Zeit die Existenz intrauteriner rhythmischer Bewegungen der Atemmuskulatur des menschlichen Fötus, indem er in den letzten Monaten bei der Untersuchung der Schwangeren periodisch vorkommende rhythmische Bewegungen sicherstellen konnte, die vom Fötus ausgehen; teilweise ähnliche Erscheinungen und auch ähnliche Atemkurven wie von der Bauchoberfläche der Schwangeren konnte er auch an dem eben geborenen Kopfe registrieren. Er hält diese Bewegungen für eine Vorbereitung (bzw. „Uebung") der Atembewegungen des Neugeborenen; s. auch WEBER (308), PESTALOZZA, DUCCI (84), FERRONI (94), dagegen RUNGE (271), OLSHAUSEN; kürzlich haben REIFFERSCHEID (259) mit der gleichen Methode wie AHLFELD und auf Anregung des Referenten DĚDEK (62) an vorzeitig geborenen (sonst gesunden) Kindern neue Stützen für AHLFELDS Ansicht vorgebracht. Der Neugeborene würde also die schon intra uterum zeitweise vorkommenden Bewegungen, denen vielleicht nur die Bedeutung von gestaltenden Reizen bei der Entwicklung des Thorax usw. zukommen könnte, ausgiebig als Atemrhythmus ausführen.

Der ununterbrochene, mehr oder minder regelmäßige Atemrhythmus des reifen Neugeborenen und des Erwachsenen wäre nach unserer Ansicht die endliche Folge der sekundär sich einstellenden verwickelten Regulierung der ursprünglichen, primären, periodisch sich betätigenden Automatie, durch periphere, nervöse Reize und Blutreize; der „erste Atemzug", der den mehr oder minder regelmäßigen und ununterbrochenen Atemrhythmus des reifen Neugeborenen einleitet, ist das Endergebnis einer langen Entwicklung des schon intra uterum periodisch tätigen Atemmechanismus. Inwieweit man diese Ansicht mit derjenigen insbesondere von HALDANE und DOUGLAS (s. oben) verteidigten in Beziehung bringen könnte, wollen wir an dieser Stelle nicht weiter besprechen; es genügt der Hinweis, daß die englischen Autoren von den Verhältnissen am erwachsenen Menschen ausgehen und die bei dem letzteren vorkommende periodische Atmung gleichsam als Nachhinken des Regulierungsmechanismus — unter gewissen störenden Einflüssen — erklären; demgegenüber sind wir von den

vergleichenden Forschungergebnissen ausgegangen und haben — auf Grund der weiten Verbreitung der periodischen Atmung in der Tierreihe — in den frühen ontogenetischen Stadien der höheren, im erwachsenen Zustande ununterbrochen rhythmisch atmenden Organismen, ein ontogenetisches Analogon — die periodische Atmung — gesucht und gefunden.

Es scheint, daß die periodische Atmung der Neugeborenen sehr verbreitet ist, obwohl nur vereinzelt darauf hingewiesen wurde, so z. B. von Cavazzani (52) bei den Hunden. Man könnte zwar auch hier die Ansicht vertreten, daß es sich um eine Periodik infolge der zuerst noch abnormalen Bedingungen handelt, ähnlich wie auch die Rhythmik des erwachsenen Tieres in manchen Fällen (sogar auch in physiologischen Grenzen, z. B. im Schlafe) in Periodik verwandelt werden kann, aber es scheint von unserem vergleichenden Standpunkte die Hypothese der primären Periodik der Atemzentrentätigkeit annehmbarer: die letztere würde insbesondere intrauterin — als Ausdruck der primär automatischen Atemzentrentätigkeit — vorhanden sein; nach der Geburt wird diese Periodik nur mehr oder minder verzerrt, infolge der nunmehr auftretenden Nerven (und Blut-) Reize, um endlich, durch die letzteren geregelt, in eine beständige Rhythmik überzugehen. —

Bemerkenswert sind die histologischen Studien Schiefferdeckers (278) an den Muskelfasern in Beziehung zu ihrer Tätigkeit, auch am Zwerchfellmuskel, aus denen der Autor folgert, daß das zuerst weit hinter dem M. deltoides in Entwicklung zurückgebliebene Zwerchfell vom 5. Monate an den letzteren Muskel bei weitem überholt. —

In bezug auf die Ontogenese der Atemnervenbahnen weisen wir auf Nikolaides' (233) Angabe hin, daß bei jungen Hunden und Kaninchen die nervöse Verbindung der beiderseitigen Atemzentren, soweit sie auf Kreuzungen und Kommissuren im Rückenmarke beruht, noch nicht genügend entwickelt ist. Es werden überhaupt manche wichtigen funktionellen Einrichtungen des Atemapparates erst im Verlaufe des weiteren Lebens zur Entwicklung kommen.

Preyer (252) führt an, daß es Preuschen gelungen ist, nachzuweisen, daß für das Zustandekommen der ersten Atembewegung nach der Geburt die Erregungen der Lungenvagusendigungen nicht erforderlich sind, obwohl die betreffenden Fasern schon vor der Geburt funktionsfähig sind.

Die ersten deutlichen Atembewegungen konnte Preyer (252, p. 590) an 6,2 g wiegenden Embryonen der Meerschweinchen (auf Reiz) beobachten, obwohl er äußerst unvollkommene Inspirationsversuche schon an 2,25 g wiegenden gesehen haben will.

Ueber die thermische Poly-(oder Tachy-)Pnoë.

Die Atemventilation tritt in spezieller Abänderung — als „thermische Polypnoë“ — im Dienste der Wärmeregulation bei den Säugetieren auf; das klassische Beispiel liefert hier der Hund; doch trotz den vielen Untersuchungen besitzen wir bisher keine vergleichende Physiologie dieser Erscheinung. Eine solche systematische Arbeit wäre schon deshalb von Bedeutung, da auch die Vögel — wo allerdings nur Heinemanns Arbeit vorliegt (p. 945) — und sogar gewisse Reptilien eine ähnliche Erscheinung aufweisen; ob eine

wesentliche Uebereinstimmung dieser Mechanismen (in bezug auf die nervöse Regulation etc.) besteht, bleibt dahingestellt.

Ohne eine eingehende historische Schilderung der Entwicklung dieses Forschungsgebietes geben zu wollen (s. da bei TIGERSTEDT, 300; RICHET, 265; KAHN, 165; u. a.), führen wir nur die Hauptpunkte an. Die auffällige Zunahme der Atmungsfrequenz beim Hunde infolge der Steigerung der Körpertemperatur hat insbesondere ACKERMANN untersucht und als „Wärmedyspnoë" bezeichnet, s. auch GAD (107). Durch Erwärmung des Karotidenblutes allein hat GOLDSTEIN (127) ebenfalls eine mächtige Vermehrung der Atemfrequenz erhalten und dieselbe auf direkte Erwärmung des Atemzentrums bezogen; ein Anteil der Vagi an dieser Erscheinung konnte ausgeschlossen werden. Demgegenüber schloß SIHLER (288) aus seinen Beobachtungen an im Wärmekasten eingeschlossenen Tieren, daß es sich um die Haut als Angriffspunkt der Wärmereizung handelt, denn die Atemfrequenz ist schon auf das Dreifache gestiegen, wenn die Temperatur des Blutes sich erst um 0,3° C erhöht hat, und bei Einatmung von kalter Luft konnte im Wärmekasten bis zu zwanzigfacher Vermehrung der Atemfrequenz, ohne Zunahme der Blutwärme, sichergestellt werden; und so suchte er auch die Ergebnisse der Heizung des Karotidenblutes reflektorisch, durch Reizung afferenter Bahnen, zu deuten. Auch er hat eine Beteiligung der Vagi an der Entstehung der Erscheinung ausgeschlossen. MERTSCHINSKY (214) hielt SIHLER gegenüber auf Grund seiner Versuche (an Kaninchen) an der Ansicht fest, daß die Erwärmuug des Ausbreitungsgebietes der Karotis eine „typische Dyspnoë" zur Folge hat, welche die „cephalische Wärmedyspnoë" genannt werden kann; die letztere unterscheidet sich von der Kohlensäuredyspnoë und ist charakterisiert durch Beschleunigung und Verflachung der Atemakte, Abnahme der respiratorischen Anstrengung und Erhöhung der Atemgröße; sie kommt auch bei Ausschluß jeder von sensiblen Nerven des Kopfes herstammenden Beeinflussung des Atemzentrums zustande (ebenfalls nach Exstirpation der Trigeminuswurzeln und nach Abtrennung der Medulla oblongata vom Großhirnstock nach KRONECKERS Methode, s. aber weiter unten).

Beim Hunde ist die „Wärmedyspnoë" von RICHET (260—265) und seinen Schülern in einer großen Reihe von Arbeiten untersucht worden. Das Bild eines z. B. in der Sonne liegenden Hundes ist allgemein bekannt: bei weit offenem Munde hängt die Zunge heraus und rasche leichte Oszillationen des Atemapparates befördern große Luftmengen über die feuchten Oberflächen der Atemwege. Dieses Atembild unterscheidet sich durchgreifend von der eigentlichen Dyspnoë, wie sie z. B. bei Erstickung erscheint, und RICHET hat mit Recht eine besondere Bezeichnung dafür eingeführt: „Polypnoë". Er hat zugleich auf die ökologische Bedeutung dieser Atemabänderung im Dienste der Wärmeökonomie des Körpers das Hauptgewicht gelegt. Dann hat er versucht, zwischen der reflektorisch und zentral bedingten Polypnoë einen wesentlichen Unterschied zu machen.

Die „polypnée thermique réflexe" tritt bei einem in der Sonne liegenden Hunde oft sehr bald oder in wenigen Minuten auf, wobei die Körpertemperatur gar nicht erhöht, ja im Gegenteil sogar bald durch eben diese reflektorische Polypnoë etwas erniedrigt wird. Im

Anschluß an frühere Forscher bestätigt Richet, daß auch bei längere Zeit vorher vagotomiertem Hunde mit höchst erschwerter Atmung (5 in 1 Min.) durch Wärmeeinwirkung eine starke Polypnoë hervorgerufen wird. Höchstwahrscheinlich kommen hier die Hautnerven in Betracht, vielleicht besonders der Trigeminus (s. schon bei Sihler).

Die zentral bedingte Entstehung der Polypnoë weist Richet bei durch Tetanisierung hervorgebrachter Uebererwärmung des Körpers nach (s. auch seine Versuche mit Auslösung der Krämpfe durch Gifte; Chloralisierung soll nur die reflektorische, nicht aber die zentral bedingte Polypnoë verhindern). Die reflektorische Polypnoë soll den eigentlichen unmittelbaren Schutz gegen Ueberhitzung gewähren; wenn aber die Körpertemperatur weiter steigt, so wird die Polypnoë durch zentrale Wärmereizung des Atemzentrums unterhalten. Der polypnoische Hund stellt seinen beschleunigten und abgeänderten Atemrhythmus (80—400 in 1 Min.) gewöhnlich nur hie und da ein, indem er eine Schluckbewegung vollführt.

Die eigenartige Beschaffenheit der thermischen Polypnoë ist nach Richet weiter darin begründet, daß sie bei völlig ausreichender Versorgung des Zentralnervensystems mit Sauerstoff besteht (wird bei dem polypnoischen Hunde die Trachea zugeklemmt, so wird noch bis 1 Min. lang die Polypnoë fortgesetzt, es kommt unmittelbar keine asphyktische Atmung zum Vorschein, sondern erst nach 2—4 Min.). Die Asphyxie, ja sogar schon jede Einwirkung, welche den Luftwechsel hindert, beseitigt diese Polypnoë oder verhindert ihre Entstehung (Atmung durch eine Respirationskappe oder durch einen langen mit der Luftröhre verbundenen Schlauch, Einatmung von Kohlensäure — sogar nach der Vagotomie). Richets Versuche über die kühlende Wirkung der thermischen Polypnoë s. im Orig. (auch bei Tigerstedt, 300).

Für die Ansicht, daß die thermische Polypnoë eine Funktion sui generis ist, zeugt der Umstand, daß sie nach Richets Ermittelungen — nach vorheriger allmählicher Steigerung während der Erwärmung — prompt bei 41,7° C plötzlich einsetzt.

Richet hält dafür, daß diese thermoregulatorische Respirationseinrichtung insbesondere bei den keine Transpiration aufweisenden Säugetieren entwickelt ist, dagegen bei den mit ausgebildetem Schweißdrüsenapparat ausgestatteten nicht vorkommt.

Um die Schwierigkeiten der Erwärmung des Karotidenblutes bei direkter Applikation der Wärme auf die Gefäße selbst zu umgehen, haben Athanasiu und Carvallo (9) (das Nähere der Methode s. im Orig.) den Blutsrom aus den Karotiden durch in warmes Wasser eingelegte Kautschukröhrchen erwärmt und durch Messung der Gehirntemperatur als kritischen Punkt der Wärmepolypnoë ungefähr 41,7° C (Richet) sichergestellt.

In Kahns (165) Untersuchungen über die Erwärmung des Karotidenblutes wird bei Aufzählung der bezüglichen Experimentalarbeiten die zuletzt angeführte beachtenswerte Abhandlung nicht erwähnt; Kahn selbst hat eine eigene Methode ersonnen, bei der die Temperatur des Kopfes auf bedeutende Höhe gebracht und längere Zeit auf dieser erhalten werden kann, ohne daß die Temperatur des übrigen Körpers in nennenswerter Weise zu steigen braucht. Es nimmt dabei die Zahl der Atemzüge zu, die Tiefe ab; das Maximum der Verflachung der Atmung ist stets früher erreicht, als das der Beschleunigung;

die Respirationsgröße nimmt zu, weil die Tiefe höchstens um die Häftte ab-, die Frequenz aber um das Drei- bis Vierfache zunimmt. Auch KAHN hält demzufolge den Ausdruck „Wärmedyspnoë“ für unzutreffend und hält GADS Bezeichnung „Tachypnoë“ für noch besser als RICHETS Polypnoë. — Mit zunehmender Erwärmung des Körpers gestaltet sich die Tachypnoë immer unzweckmäßiger, im Vergleiche mit dem Zustande bei bloßer Erwärmung des Kopfes, bis sie insuffizient wird und schließlich fast ganz verschwindet.

Bemerkenswert sind KAHNS Ermittelungen über das reflektorische Verhalten des Atemzentrums während der Tachypnoë: es scheint hier ganz darauf gerichtet zu sein, durch zweckmäßig in Aktion gesetzte Atemzüge sich der abnormen Wärme zu entledigen; durch Erregungen (Kitzeln, leichte Reizung der Nasenschleimhaut usw.), welche sonst nur ganz leichte und rasch vorübergehende Störungen hervorrufen, wird nun ein völliger Umsturz der ganzen Koordination der Muskelbewegungen verursacht, von welchem sich das Zentrum erst nach geraumer Zeit wieder erholt. Auch durch zunehmende Verschlechterung der Respirationsluft und die damit zusammenhängende mangelhafte Blutbeschaffenheit wird die Atemform ungünstig verändert, sowohl was die Wärmeabgabe als auch was die Lungendurchlüftung betrifft. Ueber den Vaguseinfluß berichtet KAHN, daß Reizung des zentralen Stumpfes eine weitere Verflachung und Vermehrung der Atemzüge bewirkt (es können bis 8 Inspirationen in 1 Sek. zustande kommen); nach der anderseitigen Vagotomie aber verschwindet die Tachypnoë (um bei Reizung des Vagusstumpfes teilweise wieder aufzutreten). Die Erwärmung der Karotiden bei einem vagotomierten Tiere hat niemals eine typische Tachypnoë des normalen Tieres zur Folge, und durch die geringsten äußeren Einflüsse wird die Beschleunigung beseitigt, um dem bekannten Atembilde der Vagotomie Platz zu machen. — Diese Ergebnisse weichen von den oben nach RICHET geschilderten ab, aber wahrscheinlich hat auch RICHET keine so hochgradige Polypnoë nach der Vagotomie gesehen wie in der Norm. Aber GARRELON und LANGLOIS (112) wollen nach der Vagotomie sogar eine starke Beschleunigung der Polypnoë beobachtet haben (die Arbeit KAHNS ist fast zur gleichen Zeit erschienen).

Indem KAHN noch auf KNOLLS und BUNZELS Untersuchungen über den reflektorischen Ursprung der Tachypnoë eingeht, neigt er — für seine Versuchsanordnung wenigstens — zu dem Schlusse, daß die thermische Tachypnoë durch zentrale Einwirkung der Wärme entsteht, wobei er allerdings die Möglichkeit reflektorischer Faktoren nicht ausschließt. (Was die wärmeregulatorischen Einrichtungen betrifft, führt er außerdem auch noch andere Wirkungen der Erwärmung des Karotidenblutes an, die im Original einzusehen sind.)

GARRELONS und LANGLOIS' Versuche (118) über die Beschleunigung der thermischen Polypnoë bei Abkühlung des Karotidenblutes sollen wohl die reflektorischen Faktoren der Erscheinung hervorheben; den Autoren sind KAHNS Versuche unbekannt geblieben. —

Bezüglich der Verhältnisse der Blutgase während der thermischen Polypnoë hat zwar CAPPARELLI (51) die Meinung ausgesprochen, daß es sich um Asphyxiezustände handelt, indem bei Einatmung von reinem Sauerstoff oder Luftsauerstoffgemischen bei den Kaninchen die Polypnoë nicht auftritt, aber ATHANASIU und CARVALLO (9) haben durch direkte Messungen nachgewiesen, daß in der Polypnoë

annähernd gleiche Verhältnisse der Blutgase vorhanden sind wie bei normalen Tieren, und bei direkter Sauerstoffatmung der Hunde haben sie keine Linderung der Polypnoë nachweisen können. Es scheint uns, daß Capparelli (soweit es sich seiner Beschreibung entnehmen läßt) keine genau gleichen Versuchsbedingungen hatte: das sauerstoffatmende Tier hatte den Kopf in einem Gefäße, in das der Sauerstoffstrom geleitet wurde, eingeschlossen; es hätte auch das Kontrolltier aus einem ähnlichen Gefäß Luft einatmen sollen. Es ist bekannt, daß unbedeutende Störungen (auch mechanische) das Erscheinen der Polypnoë verhindern. Siehe auch die Arbeit von Garrelon und Langlois (114), wo das Blut normalen Sauerstoffgehalt und merklich niedrigeren Kohlendioxydgehalt aufweist; nach Reduktion der Blutmenge (Garrelon und Langlois, 117) wird die thermische Polypnoë erschwert bis verhindert.

Nachdem schon bei Richet gelegentlich erwähnt worden ist, daß die thermische Polypnoë eine gewisse Periodik aufzuweisen pflegt, finden wir auch bei Garrelon uud Langlois (113) wiederholte Anspielung auf dieses Verhalten: so z. B. haben während einer 240 Atmungen in 1 Minute aufweisenden Polypnoë 40—50 Sekunden dauernde tachypnoische Phasen mit 10—15 Sekunden betragenden megapnoischen abgewechselt. Ueberhaupt soll dann die thermische Polypnoë bei anästhesierten Tieren ungemein regelmäßig sein, wogegen bei nicht narkotisierten und überhaupt bei der reflektorischen Polypnoë periodische Oszillationen auftreten sollen; auch nach der Vagotomie haben die Autoren eine gewisse Periodik beobachtet (z. B. mit Extremen von 540 und 360 Atemakten in 1 Minute, die Phasen betrugen 5—6 Sekunden). — Auch Capparelli erwähnt solche periodische Atmung bei etwa 42° Körpertemperatur an sonst normalen Tieren.

Von den Einflüssen auf die „thermische Polypnoë" können wir noch folgende anführen. In Uebereinstimmung mit Richets Ergebnissen haben Garrelon und Langlois nachgewiesen, daß schon geringe mechanische Hindernisse — z. B. Müllersche Wasserventile — den polypnoischen Rhythmus zu unterdrücken imstande sind. Von der Empfindlichkeit der nervösen Einrichtungen, welche die Polypnoë bedingen, zeugen weiter Langlois' (183) und Garrelons Versuche (117), daß nach Veränderung des Blutdruckes (z. B. nach Injektionen von Trinitrin oder Adrenalin) im Gegensatze zu den sonstigen unregelmäßigen Einflüssen auf den Atemrhythmus bei der thermischen Polypnoë regelmäßige Einwirkungen zustande kommen (bei der Hypertension Beschleunigung, bei der Hypotension Verlangsamung); nach Entfernung der Nebennieren ist die Polypnoë überhaupt vereitelt. Kokainisierung des Bulbus (Langlois und Garrelon, 184) bedingt augenblickliche Einstellung der Wärmedyspnoë, wogegen die Blutreize ausreichend ihre Wirkung auf das Atemzentrum ausüben; nachdem die Kokainwirkung abgeklungen ist, erscheint die Polypnoë und bedingt Senkung der Körpertemperatur. Ueber die hemmende Wirkung des Apomorphins auf die Polypnoë (und anderer Gifte) s. Camus (49). Unter der Einwirkung des verminderten Luftdruckes auf dem Monte Rosa haben aber Mosso und Marro (226) ganz regelmäßige thermische Polypnoë beobachtet. Ueber den Einfluß der Inanition s. bei Gautrelet und Langlois (119) (gut ernährte Kaninchen sollen schon von 35° C angefangen

reflektorische Polypnoë aufweisen, während die hungernden nicht einmal bei 45° C reagieren und auch keine zentrale Wirkung zeigen); s. auch bei Cavazzani (52). — Neuerdings haben Gautrelet, Langlois und Poy (120, 121) die Unterschiede der Vaguseinwirkung auf die reflektorische und auf die zentrale Polypnoë zu präzisieren versucht und Adrenalinversuche zur Differenzierung der zentralen Apparate der Polypnoë ausgeführt.

Nachdem schon bei Richet, Langlois und Garrelon einige Beobachtungen über den Einfluß der Narkotika auf das Zustandekommen der thermischen Polypnoë zu finden sind, haben Nikolaides und Dontas (235), die betreffenden Beobachtungen auf eine Reihe von Stoffen ausgedehnt. Narkotisierte Tiere sollen dieselbe im Wärmekasten erst bei höherer Körpertemperatur aufweisen (etwa bei 41° C) als nicht narkotisierte (etwa bei 39,2°); bei den ersteren soll sie plötzlich (nach einigen Unregelmäßigkeiten) ausbrechen, bei den letzteren allmählich sich entwickeln. (Von der Trachealkanüle aus soll die Polypnoë bei 38,9° etwa 150—200 in 1 Minute, gegen sonst 300—500 betragen; im ersten Falle fällt allerdings die so wesentliche Wasserverdunstung größtenteils fort). Chinin, Antipyrin, Morphin fördern die thermische Polypnoë, Chloralose, Chloroform, Aether, Typhustoxin wirken depressiv; bei Einwirkung von Morphin soll sogar schon bei 17° C deutliche Polypnoë vorkommen. Diese Einwirkungen auf das Atemzentrum in der Oblongata wollen die Autoren durch die Annahme eines respiratorischen „Wärmezentrums" in den proximalen Gehirnabschnitten (Corpora striata) erklären, da sie nach der Durchtrennung in der Gegend der Corpora quadrigemina nicht einmal bei 45° C irgendwelche Polypnoë auslösen konnten, ebensowenig nach der Operation unterhalb der Corpora striata, während nach der Durchtrennung oberhalb der letzteren fast normale Verhältnisse herrschen. Neuerdings (236) haben die Autoren während der Polypnoë das Gehirn im Bereiche der Corpora striata abgekühlt und so baldigen Schwund der Polypnoë hervorgebracht; bei Erwärmung des Karotidenblutes erscheint die Polypnoë nur wenn das Kopfmark mit den Corpora striata verbunden ist. — Aehnliche Angaben haben übrigens schon früher auch Ott (237) und Jappelli gemacht; Ott hat das Zentrum für die thermische Polypnoë „into the tissues between the corpora striata and the optic thalami" lokalisiert, da nach Entfernung dieser Region die Polypnoë unmöglich war, bei elektrischer Reizung dieser Stelle sich aber auslösen ließ. Er meint, daß die thermische Polypnoë nicht durch Reizung der Oblongata, sondern dieses proximalen Zentrums zustande kommt. Jappelli sah nach suprabulbärer Durchtrennung des Hirnstammes die Polypnoë verschwinden. Es scheint aber, daß die ganze Frage noch weitere Untersuchungen erfordert.

Wir haben schon oben hervorgehoben, daß die vergleichende Physiologie der thermischen Polypnoë oder Tachypnoë erst auszuarbeiten ist; wir wollen nun noch einige von den in dieser Richtung vorliegenden Erfahrungen anführen.

Beim Hunde, der die vollkommenste thermische Einstellung des Atemzentrums zu besitzen scheint (einige Autoren haben bis 600 Atemakte in einer Minute gezählt!), fehlt bei den Neugeborenen dieser nervöse Zustand vollständig (s. Cavazzani), um sich erst am 26. Tage einzustellen: sonst sollen die bis bei 48° C gehaltenen

Tierchen zwar schnell atmen, aber bei der üblichen Temperatur der Umgebung rasche Umkehr zur Normatmung aufweisen. Daß hier eine Beziehung zur ontogenetischen Entwicklung der thermoregulatorischen Einrichtung überhaupt vorliegt, läßt sich nicht bezweifeln. Vom allgemeinphysiologischen Standpunkt wäre es wichtig, die Entwicklung der im ausgebildeten Zustand so auffälligen Funktion eingehend zu verfolgen.

Bei dem Kaninchen wurden von verschiedenen Autoren polypnoische Untersuchungen ausgeführt, es scheint dazu aber doch schon etwas weniger tauglich zu sein als der Hund. Beim Meerschweinchen soll die Polypnoë bei weitem nicht so bedeutsam sein wie beim Hunde (Scigliano, 282).

Obwohl die Literatur über die thermische Polypnoë resp. Tachypnoë sich sehr vermehrt hat, besitzen wir keine unter denselben Versuchsbedingungen ausgeführten vergleichenden Untersuchungen; und doch werden sich wohl nicht nur die Mechanismen der polypnoischen Atmung unterscheiden (z. B. beim Hunde wird der Mund weit geöffnet und die Zunge hervorgestreckt — wir wissen nicht, bei welchen Caniden, oder ob auch bei den Hyäniden usw. ein ähnliches Verhalten vorkommt), sondern auch die Innervationsverhältnisse (es ist da, s. gleich oben, bekannt, daß die thermische Polypnoë sehr deutlich zu sein pflegt; es wäre interessant einerseits ganz kleine Säugetierformen, andererseits sehr große, dabei möglichst verwandte Arten zu untersuchen, sogar auch z. B. sehr kleine und sehr große Hunderassen — denn es läßt sich da ein Unterschied in der Ausbildung dieser respiratorischen Wärmeregulationseinrichtung in bezug auf die Körpergröße erwarten; weiter wären je nach den ökologischen Verhältnissen spezielle vergleichende Untersuchungen von Wichtigkeit usw.).

Die thermische Polypnoë der Säugetiere findet ihr wichtiges Analogon in der thermischen Polypnoë der Wüstenreptilien (p. 826), welche ebenfalls als ein hochwichtiges Mittel zur Verhütung der Ueberwärmung etwa bei 38–39° C Körpertemperatur auftritt und auf spezielle Funktionsabänderungen der peripheren sowie zentralen Atemmechanismen zu schließen zwingt. Es berührt eigentümlich, wenn man ein so ähnliches Verhalten bei so weit im Systeme auseinanderstehenden Tiergruppen konstatiert. (Wie schon p. 827 erwähnt wurde, bestehen allerdings über die thermische Polypnoë der Reptilien manche Unklarheiten.)

Ueber die Atembewegungen im Winterschlafe.

In tiefem Winterschlafe treten bei den Säugetieren nur vereinzelte sehr seltene Atembewegungen auf, was schon den alten Beobachtern (z. B. Saissy, 1808) auffällig war: so hat auch Valentin (305) beim Murmeltier 2 Atemzüge in 1 Min., mitunter aber auch nur 1 in 6 Min. gesehen; zugleich sind sie sehr schwach, so daß sie oft unbemerkt bleiben können (Valentin gibt an, daß die Exkursion sogar nur $^1/_{20}$ mm beträgt). Bei minder tiefem Schlafe und besonders bei der Erweckung werden die Respirationen vermehrt, ebenfalls bei Steigerung der äußeren Temperatur (und sekundär der Körpertemperatur). Delsaux (61) hat bei *Plecotus auritus* und *Vespertilio murinus,* welche Fledermausarten in Mengen unter natürlichen

Verhältnissen bei 7° C in einer großen Grotte schliefen, während mehrerer Minuten gar keine Atembewegung wahrnehmen können, und sogar im Laboratorium wurden bis 15 Min. lange Pausen zwischen den geringen Atemexkursionen beobachtet; nicht einmal auf Geräusche und Beleuchtung haben die Tiere reagiert, nur durch Berührung oder Erschütterung wurde eine Reihe von oberflächlichen Atemakten ausgelöst, worauf wieder Atemstillstand folgte, wenn die Reize sich nicht wiederholten — sonst trat ein schnellerer dauernder Rhythmus auf und das Tier wurde wach. Bei *Nannuga pipistrellus* konnte KOENNINCK (169) nur in je 10—15 Min. einen Atemakt wahrnehmen. Bei tief schlafenden Murmeltieren *(Arctomys marmota)* hat DUBOIS (74, 77) 1—4 ganz schwache Atemakte in 1 Min. gezählt usw. BONGERS (35) gibt an, daß beim tief schlafenden Igel sogar 45 Min. lange Pausen vorkommen.

Ueber die Möglichkeit, daß in tiefem Winterschlafe, wo das Atmungsbedürfnis erheblich beschränkt ist, die kardiopneumatischen Bewegungen durch Förderung der Diffusion den Gaswechsel außerdem besorgen könnten, hat sich LUCIANI (200) ausgesprochen; doch ist dabei zu bemerken, daß im Winterschlafe auch die Herztätigkeit sehr verlangsamt ist.

Es werden hier allerdings bei verschiedenen Winterschläfern Unterschiede auftreten, wie sich schon der Schlafzustand überhaupt bei ihnen vielfach unterscheidet. Außerdem bedingt die Tiefe des Schlafes gewaltige Verschiedenheiten, ebenso die Bedingungen, unter denen die Tiere beobachtet wurden (insbesondere die Körpertemperatur), weiter auch die Methoden der Untersuchung der Respiration usw. Im ganzen besteht fast allgemein die Ansicht, daß im tiefen Schlafe bei niedriger (aber nicht zu niedriger) Umgebungstemperatur und bei der Abwehr von störenden Reizen die Atmungen vereinzelt, sehr verlangsamt und in großen Pausen, oft unregelmäßig auftreten (s. z. B. weiter bei *Myoxus*). Aber schon bezüglich des minder tiefen Schlafes und des Verhaltens beim Erwachen sind die Angaben verschieden.

Ueber periodische Atemzentrumtätigkeit z. B. bei *Myoxus avellanarius* haben MOSSO und später PEMBREY, WHITE, PITTS (243—246), bei den Fledermäusen PEMBREY und WHITE, bei den Murmeltieren PATRIZI (241), PEMBREY u. a. berichtet. Bei 11—16° C im Rectum beschreiben PEMBREY und PITTS bei *Myoxus* im festen Schlafe während 3—4 Min. Atemstillstand, dann eine Periode von 4—14 Atemakten, wieder Atemstillstand usw., PEMBREY und WHITE bei der Fledermaus bei 3° C etwa 12, bei 11—12° 13, 35, 40 usw. Atemzüge in 1 Min. gruppiert usw. Bei dem Igel (*Erinaceus europaeus*) sah BONGERS Atemgruppen durch verschieden lange Pausen voneinander getrennt (dagegen berichtete PEMBREY und PITTS bei diesem Tiere nichts von einer Atemperiodik im Schlafe). MAREŠ (206) hat (Versuche an Ziesel, *Spermophilus citillus*) sogar den „CHEYNE-STOKESschen Atemtypus als charakteristisch für den Winterschlaf“ bezeichnet. — Demgegenüber hat VALENTIN keine Periodik beim Murmeltier hervorgehoben, und DUBOIS hat sich sogar gegen PATRIZI in dieser Hinsicht gewendet; er meint, daß es sich nur um unregelmäßige Pausen handelt, und daß mehr oder minder rasch hintereinander folgende und eine Gruppe vortäuschende Atmungen insbesondere nach einer längeren Pause auftreten (gleichsam kom-

pensatorisch); diese Erscheinungen aber sollen nur bei gestörten Tieren vorhanden sein. Doch hat Pembrey auch beim Murmeltier (Körpertemperatur 10—12° im Rectum, 11—14° im Maul) ausdrücklich „Cheyne-Stokessche“ Respiration verzeichnet; er hält es für wahrscheinlich, daß die verschiedene Methodik diese Inkongruenz der Ergebnisse verschuldet hat. — S. auch Fano (93) und Foà (98).

Dubois hat auf vereinzelt auftretende tiefe Inspirationen, angeblich bei erwachenden oder gestörten Murmeltieren aufmerksam gemacht, welche Erscheinung auch schon Marshall Hall beobachtet hatte (und nachher z. B. beim Igel Pembrey und Pitts).

Das Atembild in den verschiedenen Stadien des Winterschlafes hat insbesondere Pembrey mit seinen Mitarbeitern eingehend verfolgt, wobei sehr schonende Methoden der Untersuchung verwendet wurden. Als Beispiele wollen wir folgendes anführen:

Bei der Haselmaus bestanden in tiefem, ruhigem Schlafe bei 11—16° C (im Rectum) seltene Atemgruppen, durch lange (3—4 Min.) Pausen getrennt, so daß etwa 3 Atemakte auf 1 Min. entfielen; bei etwas minder tiefem Schlafe (infolge der Störungen) wurden die Pausen zwischen den Gruppen verkürzt, so daß etwa 20 bis 29 Atemakte in 1 Min. vorhanden waren; am Anfange des Erwachens war die Respiration ununterbrochen, etwa 150 in 1 Min. (Rectumtemperatur 16—19°); bei fortgeschrittenem Erwachen (21–29°), während oft Schüttel- oder Zitterbewegungen auftraten, belief sich die Frequenz auf 250—450 Atemzüge in 1 Minute.

Beim Murmeltier fand Pembrey folgendes Verhalten: im tiefen Schlafe (9° C Rectumtemperatur) fanden sehr seltene und oberflächliche Atembewegungen statt, etwa 1 in 1 Minute; in minder tiefem Schlafe wurden die Atemakte deutlich vermehrt und wiesen eine Tendenz zur Gruppenbildung auf (10—12°), zuweilen trat eine tiefe Inspiration auf; beim Erwachen (12—15°) ist der Atemrhythmus sehr unregelmäßig, ohne Perioden, allmählich immer schneller; bei fast völlig erwachten Tieren (34°) besteht ein ununterbrochener Atemrhythmus von etwa 84 Atemakten in 1 Minute.

Beim Igel ist der Schlaf gewöhnlich minder tief und zeigt überhaupt ein abweichendes Verhalten der Respiration (s. oben Bongers); bei einer Körpertemperatur von 10° C (aber auch bis zu 16°) werden bis einige Minuten dauernde Atempausen beobachtet, die verhältnismaßig starken Atemakte erfolgen ganz vereinzelt und selten, etwa 1—2 in 1 Minute; bei Temperaturen über 12° sind die apnoischen Zeitabschnitte verkürzt, die Atmungen sind zahlreicher, regelmäßiger, aber oberflächlicher; beim künstlich aufgerollten Tiere (über 13°) zählt man bis zu 30 Atemakten in 1 Minute, tiefer, als im vorigen Stadium, als ununterbrochenen Rhythmus; beim erwachten Tiere (33—34°) weist die ununterbrochene Atmung zeitweise beschleunigte Frequenz oder vergrößerte Exkursion auf.

Im ganzen läßt sich das Verhalten der Atmung, wie ersichtlich, in etwa 4 Stadien (allerdings mit Uebergängen) verteilen, wobei die Körpertemperatur (resp. die äußere Temperatur) hauptsächlich ins Gewicht fällt.

Es ist wahrscheinlich, insbesondere nach der Angabe von Mareš (206), daß im Stadium des schnellen Erwachens der Atemrhythmus sogar der Norm gegenüber beschleunigt sein kann (120 gegen 90 in der Norm beim Ziesel; es handelt sich da zugleich um intensive, die wichtige Wärmeproduktion bedingende Anspannungen und Zitterbewegungen der Muskulatur).

Atemkurven des winterschlafenden Murmeltieres haben zuerst Valentin und Dubois aufgenommen, nachher Patrizi, Pembrey u. a. Der Verlauf der oberflächlichen Atemakte im tiefen

Schlafe ist sehr gedehnt, z. B. nach VALENTIN bis auf 20 Sekunden, wobei insbesondere die Exspiration sehr langsam verläuft; DUBOIS konnte die Exkursionen im tiefen Schlafe kaum registrieren, erst bei 10—15° (Körpertemperatur) werden sie ausdrucksvoller.

Von besonderer Bedeutung ist DUBOIS' (76) Feststellung über das Verhalten der Thorax- und der Zwerchfellbewegung usw. In den zuletzt erwähnten Atemregistrierungen soll die Exkursion des Thorax und des Abdomens etwa gleich groß sein, aber die abdominale Inspiration um 1—2 Sekunden früher beginnen und um einige Sekunden später endigen als die Thoraxbewegung; die Inspiration ist bis 3mal kürzer als die Exspiration; über 15° C (am Anfange des Erwachens) verdoppeln sich die Atembewegungen, und ihre Exkursion besonders am Thorax wird vergrößert; es soll da zuweilen die abdominale Bewegung früher endigen, als die thorakale anfängt, woraus „respiration en bascule" resultiert. PATRIZI hat zwar bezweifelt, daß die Atembewegungen im tiefen Schlafe vorwiegend durch das Zwerchfell vollführt würden, aber erneute Untersuchungen, welche DUBOIS mit COUVREUR und GENET in der gleichen Jahreszeit wie PATRIZI, anstellte, haben bestätigt, daß im tiefen Winterschlafe beim Murmeltier der diaphragmatische Atemtypus vorhanden ist. An einem schlafenden Murmeltiere hat MARCKWALD (nach Tracheotomie) 1 bis $1^1/_2$ Atemakte in 1 Minute aufgezeichnet, wobei sich auffällige, an die „typische" Reptilienatmung lebhaft erinnernde Atemkurven ergaben (s. p. 815): nach der Inspiration folgte eine teilweise Exspiration mit nachfolgender Pause, dann erst ein weiterer aktiver Abschnitt der Respiration mit unmittelbar folgender Inspiration. Nach der Vagotomie bestanden 7—8 Atemakte (derselben Gestalt) in 1 Minute, die dann etwas unregelmäßig wurden (höhere und kleinere wechselten ab), später sich vertieften, wobei aber das Tier weiter schlief. Endlich wurde das Tier aus den geöffneten Carotiden verblutet, worauf aber weiter regelmäßig geatmet wurde: noch eine halbe Stunde lang konnten regelmäßig Atmungen (1 in 1 Minute) beobachtet werden (s. weiter über Erstickungsatmung).

Unter der Leitung des Referenten hat an freiliegenden, nicht fixierten, in kühlem Raume befindlichen Zieseln DÝŠEK (85) eine Registrierung der Atembewegung ausgeführt. Es hat sich da herausgestellt, daß insbesondere gewisse Individuen sehr tief und ausdauernd schlafen und sich durch schwächere Reize nicht stören lassen, so daß solche Tiere mit Erfolg zur Registrierung verwendet werden können. Zwischen den einzelnen Atmungen sah man bis 3 Minuten dauernde Pausen, in schwächerem Schlafe aber sogar nur 10 Sekunden; die apnoischen Abschnitte sind zuweilen außerordentlich regelmäßig, andere Male zeitweise oder dauernd verschieden. In tiefem Schlafe haben wir keine periodische Atmung gesehen, nur hie und da Doppelatmungen (selten eine isolierte Gruppe von 2—3 Atmungen oder zwei, drei etwas näher aneinander gerückte Atemakte). Wir möchten das Atembild des Ziesels mehr mit dem Verhalten des Igels in PEMBREYS Schilderungen vergleichen; die deutlichere Periodik ist uns erst im zweiten Stadium (seichter Schlaf, nach PEMBREYS Einteilung) aufgefallen. Insbesondere ein Tier hat uns sehr schöne periodische Atmungen bei Sauerstoffmangel (s. weiter) geliefert.

Die Ausatmung kann so allmählich verlaufen, daß man an den Kurven oft schwer genau die Dauer des Atemaktes bestimmen kann.

Ein starker Atemzug dauert bedeutend länger als ein schwacher; die Dauer von 3–6 Sekunden würde der Regel entsprechen, obwohl auch über 10 Sekunden lange Atemakte aufgezeichnet wurden. Zuweilen (auch individuell) traten Atemkurven auf, deren beide Schenkel fast völlig gleich waren, in der Regel ist aber die Exspiration gedehnt (hie und da kam eine inspiratorische Pause vor).

Wir haben die Exkursionen am Abdomen (und zwar in der Gegend der größten Amplituden mittels feiner Hebelvorrichtung) aufgenommen, da die Thoraxausschläge oft fast unmerklich sind (s. oben). Bei erwachenden Tieren haben wir aber, wie Dubois, auch Thoraxbewegungen verzeichnet und gleichsam eine Dissoziation der Thorax- und der Zwerchfellbewegung gesehen, mit allen Uebergängen (auf der Höhe der Erscheinung fällt während der Thoraxerweiterung der Bauch ein); diese Verhältnisse würden eingehende Erforschung verdienen (auch in Hinsicht auf die neuen Erfahrungen über den Zwerchfelltonus). — Die Größe der Exkursionen nimmt im minder tiefen Schlafe oft kaum zu, dasselbe gilt oft auch von der Schnelligkeit des Verlaufes der Atemakte, so daß fast nur die Atemfrequenz als Indikator der Tiefe des Schlafes verwendet werden kann. —

Die große Widerstandsfähigkeit der winterschlafenden Säugetiere gegenüber Sauerstoffmangel (sowie Giften usw.) ist längst bekannt; schon Spallanzani hielt sie stundenlang im Stickstoff, in Kohlensäureatmosphäre, in stark verdünnter Luft; ähnliche Versuche machten Saissy, Marshall Hall (1836), Barkow (1845) — der Igel wurde $^1/_2$ Stunde unter Wasser gehalten; Regnault und Reiset (1849) hielten schlafende Murmeltiere tagelang in verschlossenem Raume. Ueber das Verhalten der Atemtätigkeit bei erschwerten Gaswechselbedingungen aber liegen wenige genauere Beobachtungen vor. Horvath sah bei plötzlicher Druckerniedrigung Verdoppelung bis Vervierfachung der Atemfrequenz bei Zieseln, Valentin bei $^1/_{100}$ Atmosphäre bei Murmeltieren in 6 Minuten „drohende“ Symptome, Delsaux, der in 1 Minute in Versuchen an Fledermäusen den Luftdruck auf 50 mm Hg erniedrigt hatte, sah nach 18 Minuten einige Atembewegungen, die sich bald vermehrten und von allgemeiner Unruhe begleitet wurden, aber noch nach 30 Minuten waren die Tiere am Leben; nach Einlassen von Luft haben sie sich rasch erholt, gaben Schreie von sich und atmeten: wurde der Versuch aber jetzt wiederholt, so konnte sogleich „gêne respiratoire“ wahrgenommen werden und in $1^1/_2$ Minuten war das Tier niedergesunken, um sich nach Luftzutritt wieder zu erholen. Insbesondere soll die Kohlensäure im Winterschlaf unmittelbar Atembewegungen ausgelöst haben: es handelt sich nach Delsaux aber nicht um Asphyxie, sondern um periphere Reizung der zarten Flügelhaut.

Dubois hat mit Kohlendioxyd Versuche zur künstlichen Herbeiführung eines dem Winterschlafe ähnlichen Zustandes (seiner Theorie gemäß) ausgeführt; es hat sich da insbesondere das Gemisch von 12 Teilen Sauerstoff, 45 Kohlendioxyd, 43 Luft (oder 45 Kohlendioxyd und 55 Luft bewährt); ein Murmeltier mit 36,4° Körpertemperatur wies nach 10 Stunden Einatmung 16,3° auf, die regelmäßigen Atembewegungen sanken von 23° C so ab, daß bei ca. 17,8° nur 3 in 1 Minute auftraten, und zwar handelt es sich um vorwiegend diaphragmatischen Atemtypus (s. oben). Während des Winterschlafes sah Dubois bei Verwendung von reinem Kohlendioxyd in 17—20 Mi-

nuten Vergrößerung der Atemfrequenz und Erwachen, wenn die Tiere Luft erhielten (sonst kam Atemeinstellung zustande).

Endlich sind KOENINCKS Untersuchungen anzuführen. Eine in 140 ccm Luft hermetisch verschlossene schlafende Fledermaus war noch nach 3 Tagen am Leben. Als er durch ein Gefäß mit einem schlafenden Tiere einen Wasserstoffstrom durchleitete, sah er, daß nach 12 Minuten das Tier begann, in kurzen Pausen zu atmen, es wurde unruhig, aber noch nach 30 Minuten war es am Leben; in einem anderen Versuche bewegte sich ein Tier noch nach 30 Minuten lebhaft, nach 2 Stunden 15 Minuten wurden die letzten Atemakte wahrgenommen, usw. Während eine wache Fledermaus bei $^1/_{40}$ bis $^1/_{80}$ Atmosphäre in wenigen Minuten eingeht, blieb die schlafende bis über 1 Stunde am Leben, „atmet genug oft", zuerst in Pausen von 10—15 Minuten, später öfters, z. B. nach 22 Minuten bei 12 mm Hg in Pausen von 2—3 Minuten dyspnoisch. — Es handelt sich da gewiß auch um eine schädigende Wirkung des geringen Druckes. Mit Kohlendioxyd (9 Proz.) sah der Autor zuerst (in 4 Minuten) wiederholte Atmungen, nach 12 Minuten Apnoë, dann wieder einige Atemakte, weiter bis zur 50. Minute Ruhe, dann kamen wieder oberflächliche Atmungen zum Vorschein und in 1 Stunde 20 Minuten war das Tier tot (s. aber oben DUBOIS).

Unter der Leitung des Referenten hat DÝŠEK unter den schonendsten Bedingungen eine graphische Untersuchung über die Blutregulation der Atemzentrumtätigkeit bei den winterschlafenden Zieseln durchgeführt, indem das freiliegende Tier (in natürlicher Zusammenknäuelung) durch eine Kopfkappe (deren Auflegen ganz vorübergehende Reaktion hervorrief) entweder aus einem Luftstrom atmete, oder aus einem Wasserstoffstrom seine Lungen ventilierte. Der reine Sauerstoffmangel rief im letzteren Falle insbesondere eine Vermehrung der Atemakte (teilweise auch eine Verstärkung der Exkursionen) hervor, also einen dyspnoischen Zustand des Atemzentrums, der lange Zeit (z. B. über 1 Stunde) hindurch unterhalten werden konnte, ohne daß das Tier aufwachte, — wurde die Luft eingelassen, so kehrte (oft nach deutlicher weiterer dyspnoischer Erregung) bald die übliche Atmung des tiefen Schlafes zurück, was mehrmals nacheinander wiederholt werden konnte, während, wenn das Tier aufwachte, es durch einen Luftstrom nicht oder nur sehr schwer gelang, das vollkommene Erwachen zu verhindern). Zuweilen trat während des Erstickungsversuches eine ausgeprägte periodische Atmung auf. Nach dem Verschwinden der bei der Rückkehr des Luftstromes noch kurze Zeit dauernden (sogar verstärkten; s. gleich weiter) Dyspnoë kommen umgekehrt apnoische Zustände vor (im Vergleich mit dem Ausgangsstadium des Versuches).

Es traten auch einige Anzeichen von reflektorischer Einwirkung des Wasserstoffes auf, der wahrscheinlich kein so indifferentes Gas ist, wie man anzunehmen pflegt: nämlich fast unmittelbare Störung, insbesondere Verlangsamung des Atemrhythmus nach Einatmung des Wasserstoffes, sowie, wenn nach längerer durch den letzteren unterhaltener Dyspnoë die Luft eingelassen wurde, starke Vermehrung derselben, als ob ein Hemmungsfaktor entfernt würde.

In unseren Versuchen über Kohlendioxydeinwirkung (bei denen wir im Gegensatze zu DUBOIS, s. oben, nur sehr geringe Konzentrationen angewendet haben), kamen nach wiederholter Einatmung (bei

1 Proz. oft nicht sehr deutlich, aber) bei 1,5 Proz. gewöhnlich auffällig (bis auf das Doppelte) vermehrte Atembewegungen zustande, die sich über 1 Stunde sehr leicht unterhalten ließen; nach erneutem Luftzutritt dauert die Kohlendioxyddyspnoë noch eine Zeitlang (je nach den Verhältnissen bis zu 15—20 Min.), um dann in normale Atmung überzugehen. Bei 2 Proz. ist Aehnliches zu verzeichnen, bei 3 oder 4 Proz. CO_2 erscheint zuerst unmittelbare — wohl reflektorische — Vergrößerung der Frequenz, worauf sich dann eine dauernde, mäßigere (aber der Norm gegenüber mehrfache) Frequenzsteigerung, wohl als zentraler Effekt, entwickelt. Nach Rückkehr der Lufteinatmung erhält sich zuerst die Dyspnoë, um dann zu verschwinden, ja sogar apnoëartigen Zuständen Platz zu machen. (Siehe Babáks Untersuchungen über Blutregulation des Atemzentrums bei den Lacertiliern p. 836.)

Es kann bemerkt werden, daß diese Erfahrungen über dyspnoëerregende Einwirkung so unbedeutender Konzentrationen des Kohlendioxyds auf das Atemzentrum des Winterschläfers kaum Dubois' Theorie über das Zustandekommen des Winterschlafes stützen können: sollte der Winterschlaf durch Autonarkose vermittels des autochthon entstehenden Kohlendioxyds hervorgebracht sein (Dubois hat künstliche Kohlendioxydnarkose bei Murmeltieren durch 45 Proz. CO_2 erhalten!), so wäre es eigentümlich, daß man durch Einatmung von 2—3 Proz. Kohlendioxyd Reizerscheinungen an diesem narkotisierten Atemzentrum erhalten würde. —

Ueber das Ueberleben des Zentralnervensystems der Winterschläfer durch künstliche Durchspülung s. bei Herlitzka (147).

Die Tätigkeit der spinalen Atemzentren (und den Einfluß der Abtragung der proximalen Gehirnabschnitte) nach Dubois s. oben p. 966 (u. im Orig.).

Ueber die Atemeinrichtungen der wasserlebenden Säugetiere.

Unter den zum Wasserleben übergegangenen Säugetieren gibt es nur wenige, die vollständig im Wasser leben, und nur ihr Atembedürfnis aus der Atmosphäre stillen, aber niemals ans Land gehen: es sind dies die Walfische (Cetaceen); auch die Seekühe (Sirenen), die mit den Walfischen (obwohl morphologisch und wohl auch phylogenetisch von ihnen weitgehend verschieden) in eine einzige Ordnung der Waltiere (Cetomorphen) gruppiert zu werden pflegen, sind echte Wassertiere, sie leben allerdings nicht mehr planktonisch, sondern meist in seichtem Wasser, nahe am Ufer. Die Pinnipedier (Flossenraubtiere) führen meist ein amphibisches Leben, dürfen aber, was die anatomischen und morphologischen Anpassungen betrifft, eng an die eigentlichen Wassersäugetiere angeschlossen werden. Außerdem gibt es aber noch eine Anzahl von Säugetieren aus verschiedenen Ordnungen, die ein Wechselleben zwischen Wasser und Land führen und entweder ebenfalls ganz auffällige Anpassungen für den Aufenthalt im Wasser zeigen (z. B. das Schnabeltier, *Ornithorhynchus anatinus,* oder die Fischotter, *Lutra,* teilweise auch das Flußpferd (*Hippopotamus* usw.), oder äußerlich, trotz weitgehender Fähigkeit zum Wasserleben, sich kaum wesentlich von ihren landlebenden Verwandten unterscheiden (z. B. See- oder

Eisbären, oder die amerikanische Bisamratte, *Fiber*, oder die Wasserspitzmaus, *Crossopus fodiens* usw.).

Physiologische Eigentümlichkeiten, sogar auch diejenigen, welche den Atemmechanismus betreffen, sind bei den wasser- oder amphibisch lebenden Säugetieren bisher nur ungenügend bekannt, teils weil sie bei manchen nicht auffällig sind, und weil sie dort, wo sie auf den ersten Blick auffallen (großen Seesäugetieren) wiederum meist sehr schwer genauen physiologischen Untersuchungen zugänglich sind. Gerade hier werden aber höchst eigentümliche physiologische Einrichtungen vorhanden sein, die z. B. den bis eine Stunde lang andauernden Atemstillstand beim Untertauchen ermöglichen usw. — Ueber die Erfahrungen an Menschen beim Baden und Untertauchen s. b. STIGLER (295).

Am besten sind bei den wasserlebenden Säugetieren die morphologischen Anpassungsmerkmale erforscht, insbesondere diejenigen, welche sogar systematisch ganz fremden Tieren weitgehend gemeinsam sind und als Konvergenzmerkmale bezeichnet werden: dazu gehört z. B. die dorsal verschobene Lage der Nasenlöcher, die feste Einfügung des oberen Larynxabschnittes in die Nasenhöhle, usw.

Schon oben haben wir gelegentlich des Berichtes über HASSES (138) vergleichende Studien über den Bau des Thorax bei den Säugetieren angeführt, daß die Rippen der eigentlichen Wassersäugetiere freier und beweglicher sind; die Extremitäten haben gar nicht (Cetaceen, Sirenen) oder nur teilweise (Pinnipedia, *Enhydra*) die Last des Körpers zu tragen; es sind hier mächtige Atemmuskeln entwickelt, in Beziehung zu den besonderen Verhältnissen des Atemmechanismus.

Vom vergleichend-morphologischen Standpunkte aus hat MÜLLER (229) eine systematische Studie über die Veränderungen der Respirationsorgane der Säugetiere, welche als Anpassungen zum Wasserleben aufzufassen sind, durchgeführt. An HASSE anknüpfend glaubt er aber dem besonders in dorsoventraler Richtung wirkenden Wasserdruck größere Bedeutung beilegen zu müssen, wodurch gegenüber der kielförmigen, für das Schwimmen an der Oberfläche geeigneten Form die Torpedogestalt für das Leben unter Wasser entstanden ist, gleichzeitig mit der Streckung des Körpers, an der nebst dem Lumbal- und Schwanzabschnitt auch der Brustteil der Wirbelsäule (sekundär, im Verlaufe der Ontogenese) teilnimmt; die Brusthöhle wird dorsal verlängert, das Zwerchfell kommt stark schräg zu liegen; das Verhältnis der ventralen zur dorsalen Länge soll bei Carnivoren 1 : 1,2 (1,3), bei *Lutra* 1 : 1,34 (1,38), *Enhydra* 1 : 1,43, *Phoca* 1 : 1,6 (1,68), beim jüngsten Embryo von *Phocaena* 1 : 1,75, beim älteren 1 : 1,91 beim entwickelten 1 : 2,35 (2,25) sein. Zugleich läßt sich das Zustandekommen eines einheitlichen Raumes für die Lungen feststellen, indem die Räume vor und hinter dem Herzen verschwinden. Sämtliche Inspiratoren, besonders das Zwerchfell, sind mächtig ausgebildet; der Brustkorb wird beweglicher und erweiterungsfähiger: bei *Lutra*, *Enhydra*, *Phoca* kommt Lockerung der Rippen an ihren beiden Enden vor, aber es können sich einige Sternalrippen vollständig loslösen, so daß z. B. bei den Zahnwalen nur 5, beim Gangesdelphin und Grindwal 4, *Monodon* 6, bei den Sirenen *Rhytina Stelleri* 5, *Halicore* 4, *Manatus* 3, bei den Bartenwalen nur 1 Rippe mit dem Brustbein verbunden bleibt — und im Zusammenhange damit verschwindet bei *Phocaena* und besonders *Manatus* das Brustbein bis auf die Handhabe und den Schwertknorpel, endlich bei den Bartenwalen ist nur das Manubrium übrig geblieben. Der Autor meint, diese Verhältnisse bezeugen,

daß hier die Brustatmung überwiegt (ebenso bei den Sirenen). Sonst sind die Zahnwale gleich gewandte Schwimmer wie die Bartenwale, im Untertauchen übertreffen sie diese vielleicht sogar.

Von den übrigen Anpassungen der Respirationsorgane an das Leben im Wasser erwähnen wir weiter nach Müller die ungewöhnliche Elastizität der Lungen (durch bedeutende Entwicklung elastischer Fasern bedingt — als Schutz gegen die Gefahr der Zersprengung), Abplattung und Verkürzung der Luftröhre, Vollständigwerden der Knorpelringe (doch bei den Bartenwalen sind die Trachealringe ventral unterbrochen) usw.; auch der Bronchialbaum zeigt charakteristische Veränderungen. —

Das Aufwärtsrücken der Nasenöffnung bei den wasserlebenden Säugetieren ist ziemlich weit verbreitet. Beim Zwergflußpferd von Liberia, *Choeropsis liberiensis* (Hilzheimer-Haempel, 151), stehen zwar noch die Nasenlöcher mehr vorn an der Schnauze und öffnen sich nach vorn, aber das ausgesprochen aquatile Nilpferd besitzt sie deutlich oben und sie öffnen sich auch nach oben; ebenso zeichnen sich Seehunde und insbesondere Walfische durch diese Lagerung der Nase aus, infolge der Verkürzung der Nasenbeine (ja die Nasenöffnungen können nicht nur direkt nach oben, sondern auch etwas nach rückwärts gerichtet sein); damit sind vielleicht auch die übrigen Umgestaltungen des Schädels verbunden. Boenninghaus (34) leitet die ganze entsprechende Umgestaltung des Schädels von der Reduktion des Olfactorius ab: durch die Reduktion der Exethmoide und gleichzeitige Drehung im Präsphenoid gelangt die Apertura pyriformis sogar bis auf die Höhe der Stirn, in diejenige Lage, die eine aktive Hebung der Schnauze zum Zweck der Respiration überflüssig macht. Der Grad der Reduktion der Exethmoide kann etwa in folgender Reihe progressiv geordnet werden: Lutra, Manatus, Trichechus, Balaena, Phoca, Halicore, Phocaena. Gruhl (134) hat neuerdings weitgehende Unterschiede der Cetaceennase in morphologischer, ja auch physiologischer Hinsicht zwischen Zahn- und Bartenwalen hervorgehoben.

Als Schutzeinrichtungen kommen bei den Wassersäugetieren klappenartige Falten usw. an der Nase vor, die sich durch den Wasserdruck automatisch schließen; bei Seehunden, Ottern, Biber, *Potamogale* werden die Nasenlöcher durch die Elastizität der Wände geschlossen, um durch Tätigkeit besonderer Muskeln geöffnet zu werden (bei *Myogale moschata* sind die Nasenlöcher durch eine Warze verschließbar, Hilzheimer-Haempel); beim Seehund aber soll nach Boenninghaus vor dem Untertauchen die Nase durch Muskeltätigkeit verschlossen werden. Mit den Verschlußmechanismen der Nase wird eine Art Rüsselbildung bei der Klappmütze (*Cystophora cristata*) und noch mehr bei dem See-Elefanten (*Macrorhinus leoninus*) in Beziehung gebracht (s. bei Hentschel, 144). — Ueber Ornithorhynchus s. Broom (43).

Die Nasenöffnung der Wale ist unter den Wassersäugetieren am meisten dorsal verschoben; bei den Mysticeten münden zwei getrennte Nasengänge nach außen, bei den Denticeten ist ein unpaarer Vorraum vorgeschaltet, mit einer einzigen (queren) Oeffnung nach außen; die Nasengänge der letzteren sind eng, der ersteren weit; die Denticeten besitzen komplizierte Nasensäcke.

Die Nasensäcke (Nasennebenhöhlen) der Zahnwale (früher als „Spritzsäcke" bezeichnet, solange man das bei der Aufnahme der Nahrung im Ueberschuß in den Mund geratene Wasser durch die Nase wieder ausblasen ließ, wobei es sich in den angeführten Säcken ansammeln sollte) hält Rawitz (257) für Luftreservoire, welche mit der Lungenluft kommunizieren sollen; durch den Druck auf den Thorax von außen würden auf diese Weise die Nasensäcke polsterartig aufgebläht und so der auf die Nase drückenden Wassersäule Gegengewicht gehalten und das Eindringen von Wasser in die Luftwege gehindert. Bei der Exspiration sollen die Nasenklappen

fortgestoßen werden (die frontalen ziehen sich vermöge ihrer Elastizität stark ein, die nasalen sollen nahezu aufrecht stehen), am Schlusse der Inspiration legen sie sich wieder nach innen vor und schließen den Eingang in die Nase hermetisch ab; während der Inspiration haben sich auch die Nasensäcke, die nichts mit einer auxiliären Nasenerweiterung zu tun haben, mit Luft gefüllt und werden als Luftkissen gegen den Wasserdruck beim Untertauchen verwendet: die pränasalen (die größten von 4 Paaren) sollen ein Eingedrücktwerden der äußeren Nasenöffnung verhüten, die nasalen bilden ein Polster für die nasalen Klappen und halten diese in wagerechter Lage, die frontalen drücken die oberen frontalen Klappen etwas nach oben gegen den Naseneingang, die paranasalen wirken auf die unteren frontalen Klappen; das leichte Ausweichen der beiden frontalen Klappenpaare nach innen soll im Verein mit dem nasalen Klappenpaare den Nasenverschluß vollkommen machen. Er wendet sich gegen KÜKENTHAL (176), der das verhältnismäßig enge Nasenrohr (eigentlich bei kurzem Aufenthalt an der Wasseroberfläche ungeeignet) damit in Beziehung bringt, daß eine weite Nase die großen Drucke (s. 1013) nicht ertragen würde, und der die Nasenräume im oberen Teil vollkommen geschlossen sein und nur an der Oberfläche sich weit öffnen läßt; damit bringt KÜKENTHAL die ganze Muskeleinrichtung in Beziehung: die Nasenhöhlen sollen die sich zurückziehenden ins Nasenlumen vorspringenden Klappen aufnehmen. RAWITZ bezweifelt einerseits die Ansicht, daß die Denticeten tiefer tauchen als die Mysticeten, andererseits findet er, daß der von KÜKENTHAL angenommene Verschluß zu spät kommen würde, da der von ihm angenommene Mechanismus einen großen Druck erfordert, während nach seiner eigenen Meinung der hermetische Verschluß noch, ehe der Wal in die Tiefe hinabsteigt, zustande käme, ohne Muskelwirkung auf die Klappen; übrigens würde die angenommene Aufnahme der Klappen in die Säcke eine Verengerung des Naseneinganges bewirken. BOENNINGHAUS hält wiederum die Nasensäcke nur für belanglose Reste eines Cavum nasi, und meint mit KÜKENTHAL, daß die Nase der Zahnwale in Ermangelung einer Ringmuskulatur beim Tauchen allein dadurch geschlossen werde, daß der Wasserdruck die so genau aufeinander passenden Klappen und Lippen fest aufeinanderpreßt. — VAN BENEDEN (22) bemerkt, daß bei der Annäherung des Wales an die Wasseroberfläche niemals Luftblasen aufsteigen sollen, was für den hermetischen Schluß der mit Luft gefüllten Nasensäcke zeugt.

Bei den Walen ist der Abschluß des Luftweges von dem Nahrungswege in noch auffälligerer Weise, als bei den meisten Säugetieren, durchgeführt, indem sowohl die Aryknorpel als die Epiglottis in den Isthmus hineinragen; der unterste Teil des weichen Gaumens umschließt mit seinem Ringwulste den Larynx (insbesondere bei den Denticeten) fest, welch letzterer als mächtiger und wenig nachgiebiger Pfeiler zu beiden Seiten einen halben Pharynxgang offen läßt [durch seitliche Verschiebung des Larynx kann sogar nur der eine davon, z. B. bei dem Pottwal, *Physeter macrocephalus* links, zur Nahrungsbeförderung benutzbar bleiben; der betreffende Raum ist besonders bei den Mysticeten eng, dagegen bei den größere Körper verschlingenden Denticeten oft groß ausgebildet; es wird aber auch da z. B. von ESCHRICHT (s. BOENNINGHAUS) angegeben, daß ein Schwertwal an einem Seehund, der ihm im Rachen stecken blieb, erstickt war].

Die Einheitlichkeit des Respirationsrohres (s. auch GEGENBAUR) ist bei den Walen so auffällig, daß es BOENNINGHAUS unmöglich zu sein scheint, daß sie durch den Mund atmen und phonieren können (einige Wale schreien — bei der Rückbildung des Stimmapparates — angeblich vermittels Schwingungen der Aryknorpel).

Als besondere Einrichtungen zur respiratorischen Erweiterung der oberen Luftwege bei den Zahnwalen führt BOENNINGHAUS folgende an: durch eine ganze Reihe von Muskeln, die von der dorsalen Fläche des Gesichtsschädels radiär zum

äußeren Nasenloch ziehen, wird die Nase zur Respiration geöffnet und während derselben offen gehalten; der M. cricoarytaenoideus posticus, mächtig entwickelt, öffnet nicht nur die Glottis, sondern auch den Isthmus nasopharyngeus, welcher durch den vorspringenden Ringwulst selbst in der Ruhe stark verengert ist: dabei muß aber auch die Epiglottis (welche ja ebenfalls mit ihrer Spitze im Ringwulst steckt) helfen, indem der starke M. hyoepiglotticus die Epiglottis um die transversale Achse mit der Spitze nach vorn dreht, so daß der Isthmus eine dreieckige Gestalt erhält, zugleich wirkt der bei *Phocaena* äußerst kräftige M. sternohyoideus mit, indem er das Hyoid niederzieht und so dem M. hyoepiglotticus die Epiglottis niederziehen hilft. Der erwähnte Muskelapparat kommt sonst bei den Säugetieren (schwach ausgebildet) nur bei Dyspnoë in Betracht.

Die Atembewegungen der eigentlichen Wassersäugetiere (ähnlich wie der Hydrophiiden, oder Wasserschildkröten) kommen nur periodisch zustande, durch verschieden lange Atempausen getrennt, während welcher die Tiere untergetaucht sind. Die Atemserie wird durch eine forcierte Exspiration eingeleitet, nach einer Reihe von In- und Exspirationen folgt eine forcierte Inspiration, und das Tier begibt sich unter die Wasseroberfläche.

Die mächtige Exspiration nach einem längeren Aufenthalt unter dem Wasserspiegel ist die bekannteste Atemerscheinung bei den Walen. Man hat bis zum neunzehnten Jahrhundert von einem „Wasserstrahl“ gesprochen, welcher fontäneartig in die Höhe ausgespritzt werden soll; nach Racovitza hat zuerst Fabricius (1780) behauptet, daß es sich nur um einen mit Wasserdampf gesättigten Luftstrom handelt; nachher haben Scoresby (1820) und namentlich v. Baer (13) sich mit dem Atemstrahl der Wale beschäftigt: derselbe soll wie aus einer Windbüchse hervorgeschossen werden. v. Baer führt die Beobachtung des Kapitäns Kotzebue an, wo ein Wal so nahe dem Schiffe exspiriert hatte, daß die Brücke in die Atemluft eingehüllt wurde und Wassertropfen sich (wohl durch die Kondensation in der polaren Atmosphäre) bildeten. Er gibt zu, daß die heftig ausgestoßene Atemluft etwas von dem in der Nasenrinne befindlichen Wasser mitreißen kann, auch Pagenstecher (240) meint, daß es sich um Auswerfen des äußeren Wassers handelt, indem die Exspiration vor vollständigem Auftauchen begonnen wird; van Beneden bemerkt ebenfalls, daß durch Aspiration die Oberflächenschicht des Wassers mitgerissen werden kann. Neuerdings hat Henking (143) den Wasserstrahl beschrieben und abgebildet in der Form eines nach oben stark verdickten und nach hinten etwas übergebogenen Kommas; die Atemwolke schwebte nur eine kurze Zeit mit der nach unten ausgezogenen feinen Spitze über dem Wasser, dann verschwand sie wie ein Hauch in der Luft (Windstille, Temperatur der Luft + 7° C), während das Tier (wahrscheinlich Finwale, *Balaenoptera musculus*) bogenförmig den Rücken von vorne nach hinten über den Wasserspiegel bis zur Rückenflosse erhob und in den Fluten verschwand.

Racovitza (254) berichtet eingehend über die Respirationserscheinungen der Cetaceen. Die forcierte Exspiration findet in dem Augenblicke statt, in welchem die Nasenöffnungen, die nach dem Autor bei den Mystacoceten sicher, bei den Denticeten wahrscheinlich hügelartig hervorgewölbt werden können, die Wasseroberfläche berühren. Bei großen Exemplaren von *Balaenoptera musculus* kann diese Exspiration bis 6, bei den Megapteren 4, bei den Delphinen

2 Sekunden dauern; bei den letzteren kaum hörbar, ist sie bei den ersteren von einem starken Geräusch begleitet, welches man mit dem beim Entweichen von stark komprimiertem Dampf zustande kommenden zu vergleichen pflegt.

Die Sichtbarkeit des Atemstrahles und seine Form hängt von mehreren Bedingungen ab: im ganzen sieht man ihn besonders bei den großen Walen; ist die Luft ruhig, und bewegt sich das Tier kaum, so steigt der Atemstrahl vertikal nach oben; bei *Megaptera longimana* schätzt RACOVITZA den Durchmesser des Strahles gleich am Ausgange auf etwa 6 cm; seine obere Partie verbreitet sich kegelartig, der Gipfel aber löst sich noch, bevor die Exspiration zu Ende ist, nebelartig in die umgebende Atmosphäre auf; ist die Exspiration beendet, so hebt sich die Säule leicht empor, die untere Partie scheint in die obere überzugehen, und endlich verschwindet auch die obere. Bei Wind oder bei schneller Lokomotion des Tieres neigt sich die Atemwolke nach hinten. Die Walfänger unterscheiden an seiner Höhe, Richtung und Gestalt die verschiedenen Arten von Walen mit großer Sicherheit: während er bei den großen nordischen Bartwalen mehr oder weniger senkrecht nach oben steigt, richtet er sich beim Pottwal (*Physeter macrocephalus*) schräg nach vorn, und ist hier wirklich einfach (s. oben), während er bei den großen Furchenwalen (Balänopteriden) nur einfach erscheint, da die beiden Nasenlöcher sehr dicht beieinanderliegen, bei den Baläniden aber — bei der Ansicht von vorne — deutlich doppelt ist; beim Südwal gehen die beiden Atemstrahlen schräg auseinander, usw. Bei den größten Exemplaren von *Balaena mysticetus* schätzt RACOVITZA die Höhe des Atemstrahles bis auf 15 m. Er ist einheitlich, wie es anders bei der engen Nachbarschaft der Nasenöffnungen kaum zu denken wäre.

Der Autor hatte, als er im Begriffe war, von einer 2 m den Schiffsrand überragenden Brücke einen Haufen Megapteren zu photographieren, die Gelegenheit, die Exspiration eines Tieres unmittelbar zu beobachten, denn er wurde durch ihre Atemwolke vollständig eingehüllt: nicht ein Tropfen Wasser befand sich dabei, es war nur warme, feuchte, fötid riechende Luft. Bei der eigentümlichen Disposition der Luftwege der Cetaceen, wo die Nahrung unter Wasser auf beiden Seiten des weit in die Nasenhöhle reichenden Larynx heruntergeschluckt werden kann, ist auch ein Hervorpressen von Wasser durch die Nase kaum möglich, ganz abgesehen davon, daß sich in der Mundhöhle keine dazu nötige Druckvorrichtung findet (im Gegenteile wird die Mundhöhle weder bei Denticeten noch bei Mystacoceten vollständig gegen das äußere Medium abgeschlossen; nach Verwundung der Lungen kann durch den Larynx ein Blutstrahl hervorgeschleudert werden). Trotzdem behauptet allerdings BRUCE (46) und DAHL (59) einen Wasserstrahl — (wahrscheinlich beim Pottwal, *Physeter macrocephalus*) — gesehen zu haben, und beharrt noch bei einer mündlichen Unterredung mit HENKING bei dieser Behauptung. Auch HENTSCHEL hält die Sache für den Pottwal für zweifelhaft, da er selbst sah, daß die Aehnlichkeit mit einem Wasserstrahl eine hochgradige wäre, obwohl es anatomisch unverständlich war, woher das Wasser im Pharynx erscheinen könnte.

Die Sichtbarkeit des Atemstrahles in den Polargegenden und im Winter auch in den temperierten Zonen läßt sich durch Kondensation des warmen Dampfes erklären; doch zeigen die Pottwale eine deutliche Atemwolke auch in den tropischen Meeren, was bisher nicht befriedigend erklärt ist. RACOVITZA führt eine ihm von PORTIER mitgeteilte Ansicht an, daß es sich hier um eine Abkühlung des in dem mächtigen Thorax zusammengepreßten Gases handeln könnte. Tatsächlich entweicht der Lungeninhalt unter starkem Geräusch. — Dadurch könnte man auch die Erfahrung erklären, daß kleine Wale gewöhnlich keinen sichtbaren Atemstrahl besitzen: die Kompression des Lungeninhaltes ist bei ihnen zu schwach. — Aus demselben Grunde ist der erste Atemstrahl nach einem langen Aufenthalte unter

dem Wasser am auffälligsten. Rawitz' (256) Anschauung, daß die Sichtbarkeit des Atemstrahles in den Tropen durch die hohe Körpertemperatur der Wale bedingt wäre, weist Racovitza zurück: nach früheren und seinen eigenen Untersuchungen glaubt er im Gegenteil behaupten zu dürfen, daß ihre Körpertemperatur verhältnismäßig niedriger ist, als bei den Landsäugetieren.

Unmittelbar nach der Exspiration folgt die Einatmung bei sehr stark erweiterten Lufteingängen, demzufolge ist sie kürzer (Thiercelin nach Racovitza, Henking, Racovitza); Rawitz (256) aber spricht von einer längeren Dauer der Inspiration gegenüber der Exspiration (sogar von einem „Löwenanteil" der ersteren; er meint auch, daß keine Erweiterung des Naseneingangs usw. vorhanden und auch nicht nötig sei). Die Einatmung ist von einem dumpfen (selten schärferen) Geräusch begleitet.

Nachher taucht das Tier durch eine bogenförmige Schwimmbewegung unter, wobei nacheinander die Hals- und Rückenregion bis zur Rückenflosse oder bei Abwesenheit der letzteren bis zu dem entsprechenden Bezirke über der Wasseroberfläche erscheint und wieder nach vorn verschwindet; nach einigen Minuten kommt der Wal wieder zum Wasserspiegel, ventiliert die Lungen und verschwindet wieder; bei den Denticeten wird dies vielmals (z. B. bei *Hyperoodon* nach 30—40 Sek. bis 30mal), bei den Mystacoceten nur einige Male wiederholt (z. B. bei *Balaenoptera borealis* 2- oder 3mal); es handelt sich durchweg um minder ausgiebige Atembewegungen, als es die nach langem Aufenthalte unter dem Wasserspiegel auftretende Exspiration und die einem solchen Aufenthalte vorhergehende Inspiration ist; das Tier bleibt nahe der Oberfläche und schwimmt gerade oder bei kleinerem Raume im Kreise. Es besteht wohl eine Beziehung zwischen der Dauer und Ausgiebigkeit dieser periodischen Atmung und der Dauer des folgenden Aufenthaltes unter der Wasseroberfläche: Scoresby erzählt, daß der Wal je 2 Min. an der Wasseroberfläche verblieb, um 8—9mal während der Zeit zu ventilieren, nachher blieb er 5—10, bei Nahrungsaufnahme 15—20 Min. untergetaucht; nach Beale kommen (bei „cachalot") 60—70 Ventilationen und nachher bis 1 Stunde 20 Min. dauerndes Verbleiben unter dem Wasserspiegel vor (das Tier nährt sich von den in großer Tiefe lebenden großen Cephalopoden); insbesondere harpunierte Zahnwale bleiben lange untergetaucht (so z. B. Dögling (*Hyperoodon rostratus)* 45 Min., Pottwal (*Physeter macrocephalus*) bis 1 Std. 45 Min. (nach Hentschel 1 Std. 20 Min.); von den Bartenwalen soll der Grönlandwal (*Balaena mysticetus*) gewöhnlich nur 5—10 Min., höchstens 20 Min., Buckelwal (*Megaptera boops*) und Blauwal (*Balaenoptera musculus*) bis 30 Min., der Südwal 50 Min. bis 1 Std. (Hentschel) untergetaucht bleiben.

Bei der oben geschilderten periodischen Lungendurchlüftung, wie sie in der Norm verläuft, erfolgt endlich eine sehr mächtige Inspiration, worauf der Wal die Fluten „sondiert", indem der Rücken höher als sonst über dem Wasserspiegel erscheint und zugleich stärker gekrümmt gleitet, als bei den vorhergehenden Ventilationen; bei den Balänen, Megapteren und „cachalots" (Racovitza) erscheint bei der fast vertikalen Stellung des Tieres die Schwanzflosse über dem Wasser, um nach zwei drei Oscillationen zu verschwinden (keinesfalls bei Balänopteren; die Delphine springen aus dem Wasser in die

Luft und fallen in langem Bogen ins Wasser). Selten verbleibt dann der Wal unter Wasser kürzer als eine Viertelstunde.

Ueber die Atmung von *Delphinus delphis* und *Delphinus tursio* hat KÜKENTHAL angegeben, daß er sie etwa in je 3 Min. jedesmal 30 Sek. lang ventilieren sah, obwohl auch viel länger dauernde Tauchzeiten vorkommen, während deren das Tier auch bei spiegelglatter See und allseitiger Kontrolle sogar überhaupt nicht mehr in der Nähe des Schiffes auftaucht. Aehnliches berichtet auch JOLYET (164) über *Tursiops tursio;* an einem gefangenen Tiere (von 2,4 m Länge und 156 kg Gewicht) wurden 1—3 Atemakte in 1 Min. gesehen, doch blieb es zuweilen bis über 15 Min. unter Wasser. Bei der Inspiration soll die Luft mit großer Kraft in die Lungen gepreßt (?) werden und die Inspiration soll angeblich fast nur (?) durch die Tätigkeit des (entièrement charnu) Zwerchfells vollführt werden; aber die Angabe, daß das Tier, dessen Lungen riesenhaft sind und weit nach hinten reichen, bei ruhiger Atmung nur 4 Liter aufnimmt, berührt eigentümlich. Interessant war die Beobachtung über die Atemnot bei dem außerhalb Wasser verweilenden Delphin; es hat sich da die Brust beim Erweitern hauptsächlich dorsoventral ausgedehnt, so daß das Tier bei jeder Inspiration einen erheblichen Teil der eigenen Körperlast zu heben und eine Zeitlang zu tragen hatte. Das baldige Absterben der aufs Trockene geratenen Waltiere läßt sich wohl durch mechanische Behinderung der Lungenventilation erklären.

Die Tiefe des Untertauchens schätzt z. B. KÜKENTHAL (nach der Länge der Harpunenleine und nach dem Inhalt der Mägen, der bei den Zahnwalen oft aus Tiefseetieren besteht) bis auf 1000 m; für Delphine wird sie zu 60—100 m, für die in Todesangst tauchenden Wale auf 350—600 und mehr angegeben, s. z. B. DOFLEIN (69). RACOVITZA aber meint, daß sie kaum mehr als 100 m betragen kann, wenn man den gewaltigen Druck erwägt, durch den die Menge der im Blutplasma aufgelösten Gase gesteigert und die Gefahr der Dekompression drohend wird; außerdem führt er an, daß die Muskelkräfte der Wale nicht ausreichen würden, um den mit so viel Luft gefüllten Körper in bedeutende Tiefen zu befördern (Balänen und „cachalots“ sind etwas leichter, die übrigen Cetaceen etwas schwerer als Meerwasser); auch die Verhältnisse der Verbreitung der Nahrungstiere scheinen ihm gegen die Annahme des tiefen Untertauchens zu sprechen. Aber HENTSCHEL neigt neuerdings zu KÜKENTHALS Ansicht; die Bartenwale sollen wahrscheinlich weniger tief gehen als die Zahnwale.

Ueber den Schlaf der Wale wird z. B. von SIBSON berichtet, daß *Phocaena communis* bei lufterfüllten Nasensäcken, die Nasenöffnungen über dem Wasser, in Bauchlage verbleibt. Nach HENTSCHEL sind die Waltiere etwas leichter als das Seewasser und sollen im Zustande der Bewegungslosigkeit an der Oberfläche treiben, also auch fähig sein, so zu schlafen, mit den Nasenlöchern in der Luft (s. demgegenüber die Sirenen und Phociden). Nach RAWITZ aber müßten schlafende Bartenwale in der Rückenlage zu Boden sinken. Es wird erzählt, daß die Wale am Meeresgrunde oder aber an der Wasseroberfläche liegend schlafen; demgegenüber hält RACOVITZA für höchst wahrscheinlich, daß — wenn sie überhaupt schlafen — dies unter automatisch erfolgenden Ventilationen nach Art der im wachen Zustande geschilderten geschieht.

Balaenoptera borealis bewegt sich während der Respirationsphase im freien Wasser 300 - 500 m weit, um sich nacher unter die Eisdecke zu begeben; sind auch die freien Stellen zugefroren, so bricht sie sich durch einen mächtigen Stoß mit dem Kopfe die nötige Oeffnung, indem sie wohl von unten den Unterschied der Eisdicke an der Transparenz merkt (Cook: Racovitza hat ein solches Loch in 8 cm dickem Eise gesehen).

Ueber die Geburt der Wale wird (Lütken, 201) von Grönländern erzählt, daß der Schwanz des Fötus 4—6 Wochen vorher aus der Geschlechtsöffnung hervorragt; Beluga soll das Junge im seichten Wasser gebären, dann tauche die Mutter unter das untersinkende Junge und stoße oder blase es an die Oberfläche.

Vor der Eisbildung fliehen die Wale zum Teil in wärmere Gebiete (z. B. der Grönlandwal von 75—78° n. Br. bis unter die Südspitze Grönlands, zum 58. Grade), andere, zumal kleinere Arten (ähnlich wie Robben) sind imstande, selbst im härtesten Winter Löcher im Eise offenzuhalten (Hentschel).

Ueber die Stimme einiger Wale s. bei Hentschel.

Unter den Sirenen haben Dexler und Freund (63) einige Beobachtungen an *Halicore dugong* angestellt, nachdem Dexler ein mit dem Schwanz im Netze verwickeltes Tier gefangen und mittels eines festen Taus am Schwanze angebunden hatte. Während des Transportes zum Ufer, bei dem das Tier sich sehr aufgeregt gebärdete, kam es in Pausen von 14—42 Sek. herauf, um Atem zu holen; im seichten Wasser später in Zeiträumen von 17—65 Sek., dann in der Ruhe in 100—120 Sek. Die längste Atempause war 145 Sek., wogegen die früheren Beobachter von 3—5 Min. (Semon, Finsch), ja sogar 10 Min. (Klunzinger, wobei *Halicore* etwa 4mal hintereinander auftaucht) sprechen; Dexler meint, daß in der Norm etwa jede Minute Lungenventilation zustande kommt (ebenso Rüppel). Ueber das Wasser kommt zuerst der Kopf, selten nachher der Rücken, niemals der Schwanz; und zwar kommt von dem Kopfe in der Regel nur die Nasenpartie zum Vorschein; die Atemluft wird mit heftigem, langem Blasen ausgestoßen, während die Inspiration kürzer und weniger laut erfolgt; nachher taucht das Tier wieder. Sofort nach der Inspiration werden die Nasenlöcher geschlossen, und zwar auf die Weise, daß der Boden des Naseneinganges flach hügelförmig gehoben und gegen das Dach desselben fest angepreßt wird; diesen Mechanismus hat das Tier merkwürdigerweise auch auf dem Lande, wohin es hinaufgerollt worden war, eingehalten. Dieser Nasenschluß dauert bis zum folgenden Atemzuge. Er wird nicht passiv, wie die früheren Beobachter angeführt hatten, sondern durch sphinkterartige Muskeln an den Nasenöffnungen (Murie) zustande gebracht, ähnlich auch bei *Manatus*. (Ueber die Unmöglichkeit der Mundatmung siehe schon oben.)

Die Tauchfähigkeit der Sirenen ist nach Marshall (208) gegenüber den Waltieren gering (etwa 6 m). Die Lungen enthalten so viel Luft, daß sich die Tiere auch bei Muskelanstrengung kaum am Boden halten würden, wäre nicht ihr Skelett so schwer.

Bei seinen histologischen Untersuchungen der Lunge von *Halicore* hat Pick (247) einige physiologische Erwägungen angestellt: Die Alveolen zeichnen sich durch ungewöhnlich große Maße aus (bis 1 mm Durchmesser, gegenüber der Mehrzahl der Säugetiere, wo sie 0,02—0,15 groß zu sein pflegen; dies bringt allerdings eine

beträchtliche Verminderung der respiratorischen Oberfläche mit sich, doch sind die Lungen wieder außerordentlich entwickelt (s. auch p. 1008). Die Größe der Alveolen ermöglicht eine rasche Inspiration; die Exspiration könnte durch die Tätigkeit der massenhaft vorkommenden glatten Muskeln der Alveolen und Bronchiolen gefördert werden. Mächtige Entwicklung von elastischen Fasern sowie das Vorkommen von Knorpel sogar in den feinsten Bronchiolen erklären die Ausdehnungs- sowie Widerstandsfähigkeit der Lungen.

Ueber die Phociden berichtet HILZHEIMER in BREHMS Tierleben, daß sie im Wasser in Zwischenräumen von 15—125 Sek., auf dem Lande alle 5—8 Sek. einmal atmen; auch verfolgte Seehunde sollen kaum 15 Min. lang untergetaucht ausharren; nach FABRICIUS bleiben die Seehunde nicht länger als 7 Min., nach BROWN, der eigens zu diesem Zwecke nach Grönland gereist ist, um die Seehunde zu beobachten, regelmäßig nicht länger als 8 Min., und 15 Min. werden als äußerste Zeit angegeben: die Beobachtung ist schwierig, da das Tier weite Strecken durcheilt und, wenn es in Eifer gerät, nur die Nasenspitze auf Augenblicke aus dem Wasser streckt. Die von HILZHEIMER gepflegten Gefangenen haben nie mehr als 5—6 Min. unter Wasser zugebracht, und dies auch nur, wenn sie schliefen (s. weiter).

Ueber die Dauer des Untertauchens bei den Seehunden hat schon EDMONSTON (86) angegeben, daß sie kaum mehr als 20 Min. betragen wird; in einem Versuche, wo das, allerdings unruhige Tier, im Netze gefangen unter Wasser gehalten wurde, trat die Erstickung in $^1/_4$ Std. ein. Die Jungen des großen Seehunds u. a. sollen erst nach 4—6 Wochen im Wasser leben und auf längere Zeit untertauchen, dagegen früher sehr unbeholfen sein und nur ganz kurz unter Wasser verbleiben (ähnlich wie junge Landsäugetiere); aber der gemeine Seehund soll gleich nach der Geburt fähig sein, im Wasser zu leben und auf lange Zeit zu tauchen; bei dem letzteren *(Phoca vitulina)* bestätigt dies auch HILZHEIMER; s. daselbst in betreff der Otariiden; die jungen Seelöwen *Eumetopius jubatus* bekunden anfänglich entschiedene Abneigung gegen das Wasser, die jungen Bärenrobben *Arctocephalus ursinus* (*Callotaria*) sind während 4—6 Wochen gänzlich unfähig zu schwimmen und ertrinken rettungslos, wenn sie zufällig ins Wasser geraten (nach ELLIOTT in BREHM).

Bei einer nur 1 m langen *Phoca*, welches Tier nach BERTS Erfahrungen in der Natur nur selten länger als 3—4 Min. untergetaucht zu bleiben pflegt, hat P. BERT (27) bei künstlichem Untertauchen nur 15 Min. lang Bewegungen ausführen sehen.

Sein Bericht (26) über gewisse sphinkterartige Einrichtungen an der unteren Hohlvene, dort, wo sie das Zwerchfell durchsetzt, und über einen antagonistischen Muskel, der sich angeblich energisch kontrahieren soll, im Momente, wo der Seehund nach längerem Aufenthalt unter Wasser die Inspiration vollführt, scheint weiter keine eingehendere Untersuchung veranlaßt zu haben.

Ueber den Schlaf des Seehundes hat PORTIER (250) angegeben, daß ein gefangenes Tier entweder am Lande oder im seichten Wasser schlief: in diesem Falle stand es fast vertikal, mit den Extremitäten leicht den Boden berührend; in je 2 Min. begannen sich immer die Thoraxseiten zu erheben und das Tier stieg zur Oberfläche, wo sich die Nasenlöcher nach Berührung mit der Luft breit öffneten,

worauf eine rasche Exspiration und dann eine Reihe von Atemakten ununterbrochen erfolgte; nach einer tieferen Inspiration verschlossen sich die Nasenlöcher, der Thorax verengerte sich aktiv und das Tier sank nieder. Das Ganze verlief in tiefem Schlafe ganz regelmäßig, ohne jede Bewegung der Extremitäten. Ohne Zweifel ist das Zusammenpressen der Atemluft zugleich dem Uebergange des Sauerstoffs in das Blut förderlich, wie denn auch die das Auftauchen einleitende Thoraxerweiterung dem Uebergange des Kohlendioxyds aus dem Blute in die Lungenluft. Eine etwas andere Schilderung (anderer Art?) gibt Hilzheimer: vermittelst einiger Flossenschläge sollen die Tiere von Zeit zu Zeit mit geschlossenen Augen bis zur Oberfläche emporkommen, Atem schöpfen und wieder bis auf den Grund hinabsinken; außerdem sollen sie auch an der Oberfläche schlafen können. Die Grönländer haben besondere Bezeichnungen für das Verhalten resp. die Stellung der Seehunde im Wasser eingeführt, in Beziehung zu den Jagdaussichten; darunter wird eine Stellung erwähnt, bei der das Tier bewegungslos auf dem Rücken liegt, den Kopf und die Füße zusammengebogen hat und schläft, so daß es sich mit den Händen ergreifen läßt.

Die von Wallace und Brown gemachte Beobachtung über den periodischen Schlaf der Seehunde am Lande konnte auch Hilzheimer bestätigen: während des Tages verfällt das Nachttier, wenn Ruhe herrscht, auf 1—2 Min. in Schlaf, wobei es sehr tief und selten atmet, dann öffnet es die Augen, wirft einen Blick in die Runde, und schläft wiederum auf eine kurze Weile ein usw.; ähnlich sollen sich die (gewöhnlich weiblichen) Wachen in der Natur verhalten.

Im Winter hält jeder einzelne Seehund ein oder mehrere sogen. Atemlöcher offen gleich vom Beginn der Eisbildung und ist fortwährend bedacht, durch oft wiederholtes Ein- und Ausschlüpfen ein festes Zufrieren dieser Löcher zu verhindern.

Hippopotamus ist imstande, auf längere Zeit die Lungenventilation zu unterbrechen (nach Colin, 57, z. B. ventilierte das Tier oft in Intervallen von 30 bis 33 Sek., Gratiolet soll sogar 15 Min. (!) zwischen zwei Atemakten gezählt haben, s. bei Chapman (53), daselbst auch über die vermeintlich dies ermöglichenden mechanischen Einrichtungen an den Gefäßen, insbesondere an den Karotiden, die schon von Gratiolet zur Tauchfähigkeit in Beziehung gebracht worden waren); am Lande gibt Pagenstecher 7—10, im Wasser etwa 3 Atemakte in 1 Min. an.

Bezüglich der Bisamratte verdient insbesondere das verschiedenartig beschriebene Verhalten des Tieres beim Untertauchen und im Winter bei Bestehen einer kontinuierlichen Eisdecke Beachtung. Nach Kohl (170) füllt sie zum längeren Tauchen mittels eines tiefen und langen Atemzuges ihre Lungen, worauf sie imstande sein soll, selbst eine Viertelstunde unter dem Wasser zu verbleiben (wir halten diese Angabe kaum für zuverlässig, denn es ist schwer, in der Natur beim Vorhandensein der unregelmäßigen und geschützten Ufer eine vorsichtige Ventilation mit bloß gering auftauchender Schnauze auszuschließen; man müßte in entsprechend eingerichteten Behältern diese Verhältnisse studieren). In den Fällen, wo sie, überrascht, unter Wasser plötzlich verschwindet, ohne die nötige Quantität Luft eingeatmet zu haben, ist sie freilich genötigt, bald herauszuschwimmen. Es ist bemerkenswert, daß die *Ondatra* sehr gut befähigt ist, auch unter dem Wasser zu fressen. — Im Winter soll das Tier nie das Wasser und ihre Bauten daselbst verlassen; ihre Wege unter dem Eise sind durch Luftblasen gekennzeichnet, an Kreuzungsstellen sollen größere Luftmengen angehäuft vorkommen (s. Spoon, 291): diese Luftblasen rühren wahrscheinlich von exspirierter Luft her und werden zu neuer Einatmung geeignet gemacht, indem sie mit den Wasserschichten in regen Gasaustausch treten; die Bisam-

ratte soll an diesen Luftschöpfstationen vorerst durch geschickte Bewegungen einzelne kleinere Luftblasen zu einer größeren vereinigen; wenn man durch einen kräftigen Schlag diese große Luftblase in viele ganze kleine Bläschen zersplittert, dann geht das Tier zugrunde, falls sich eine ähnliche Luftmenge nicht in noch erreichbarer Entfernung befindet. — Um das Zufrieren der Eingänge in ihre Wohnräume (wo für genügende Ventilation von oben gut gesorgt ist) zu verhüten, soll das Tier zu dem Zeitpunkte, wo das Wasser zuzufrieren beginnt, beständig, mitunter die ganze Nacht hindurch, fleißig in den frei zu haltenden Kommunikationen herumschwimmen, so daß etwa 20 cm breite winkelige Stege sich bilden, für deren Erhaltung es weiter sorgt.

Bemerkung zur Atemphysiologie anderer Säugetiergruppen.

Ueber den Atemmechanismus der Chiropteren (Fledermäuse) scheinen keine eingehenderen Untersuchungen vorzuliegen (s. oben); über die Atmung im Winterschlafe siehe den speziellen Abschnitt.

Es wäre aber gerade die Erforschung des Verhaltens der Atemtätigkeit während des Fluges oder nach dem Fluge von großem Interesse, insbesondere in Hinsicht auf die Vögel: wenn manche bei den letzteren den komplizierten Luftsackapparat sogar für eine spezielle Einrichtung für die Atmung während des Fluges halten und aus seiner automatischen durch die Flugmuskeltätigkeit bewirkten Förderung der Lungendurchlüftung die Fähigkeit der Vögel ableiten, oft unbegrenzt lange in der Luft sich aufhalten zu können, ohne Dyspnoë aufzuweisen, so haben wir bei den Fledermäusen einen Organismus vor uns, der viele Uebereinstimmung in dem Körperbau mit den Vögeln besitzt, aber keinen Luftsackapparat.

Daß die Chiropteren, was die Ausdauer des Fluges betrifft, sich nur zum Teil mit den Vögeln messen können, ist bekannt: die Breitflügler (z. B. *Rhinolophus, Vespertilio*) holen mit ihren zarten Flügeln weit aus und flattern nur und ermüden schnell, so daß sie häufig ausruhen müssen; die Schmalflügler (z. B. *Vesperugo*) fliegen schnell, können auch weite Strecken ohne Flügelschlag dahinschweben, und sind imstande, große Wanderungen zu unternehmen; von den nicht gerade besonders ausgezeichnet fliegenden Hunden, z. B. *Pteropus medius, Cynonycteris amplexicaudata,* wird angegeben, daß sie in einer Nacht bis 90 km und ebensoviel zurück fliegen können (s. Hesse, 148).

Daß für die guten Flieger unter unseren Fledermäusen das Fliegen keine anstrengende Arbeit ist, beweist der Umstand, daß sie sogar große Beutetiere im Fluge verzehren (s. du Bois Reymond in dies. Handb. III, 1, p. 215). —

Ueber die Atembewegungen der Monotremen und Marsupialier, von denen insbesondere bei den ersteren die Homoiothermie noch keineswegs vollkommen entwickelt ist, so daß ihre Körpertemperatur sowohl unter dem Einflusse der äußeren Temperaturschwankungen weitgehend veränderlich ist, als auch aus unbekannten inneren Gründen erheblich schwankt, ist sehr wenig bekannt (s. bei Tigerstedt in dies. Handb.). Neuerdings ist eine Arbeit von Van Rijnberk (267) erschienen, in der bei *Zaglossus* im zoologischen Garten zu Amsterdam Atembewegungen von abdominalem Typus und sehr geringer Frequenz, 3—10 in 1 Min. (je nach der Körpertemperatur, welche zwischen 26,8 und 32,2° C oszillierte) sichergestellt wurden.

Ueber Ducceschis (83) Versuche an *Didelphys* s. p. 974.

P. Bert zählte bei *Didelphys virginiana* in der Ruhe 29 Atemakte in 1 Min.

Ueber die große Bedeutung systematischer Untersuchungen über die Regulierung der Atembewegungen insbesondere bei den *Monotremen* für die allgemeine Theorie der Atemregulierung siehe oben.

Literatur.

Säugetiere.

1. **Aducco,** *Le funzioni del midollo allungato. Ann. Fren. Sc. aff. (1889) (s. Luciani).*
2. **Ahlfeld, F.,** *Die intrauterine Tätigkeit der Thorax- und Zwerchfellmuskulatur. Intrauterine Atmung. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 21 (1905), p. 143, 163.*
3. **Arloing,** *Cheval. Dict. de physiol. (Richet) T. 3 (1898), p. 355.*
4. **Arnheim,** *Beiträge zur Theorie der Atmung. Arch. f. Physiol. (1897), p. 1.*
5. **Aronson, H.,** *Ueber Apnoë bei Kaltblütern und neugeborenen Säugetieren. Arch. f. Physiol. (1885), p. 271.*
6. **Asher, H.,** *u.* **Lüscher, F.,** *Untersuchungen über die Innervation der Atmung und des Kreislaufes nach unblutiger Ausschaltung centraler Teiler. Ztschr. f. Biol., Bd. 38 (1899), p. 499.*
7. **Athanasiu, J.,** *Hibernation. Dict. de physiol. (Richet) T. 8, 1919.*
8. — *Chien. Ebenda, T. 3, 1898.*
9. — *et* **Carvallo, S.,** *La polypnée thermique centrale et son mécanisme de production. Arch. de Physiol., T. 10 (1898), p. 95.*
10. **Auer, J.,** *u.* **Melzer, S. J.,** *Inhibition of respiration by distention of the lungs of dogs under intratracheal insufflation. Amer. Journ. Physiol., Vol. 29 (1912), p. XXXII.*
11. **Babák, E.,** *Zur Frage der Atemregulation in der Tierreihe. Naturw. Woch. Bd. 29 (1914), p. 374.*
12. **Baer, K. E. von,** *Die Nase der Cetaceen. Isis, 1826, p. 821.*
13. — *Noch ein Wort über das Blasen der Wale. Bull. Sc. Ac. Imp. St. Pétersbourg, T. 7 (1864), p. 333.*
14. **Baglioni, S.,** *Ein durch die Nn. phrenici vermittelter Atemreflex beim Kaninchen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 16 (1903) (Sonderabdr.).*
15. — *Zur vergleichenden Physiologie der Atembewegungen der Wirbeltiere. Erg. d. Physiol., Bd. 11 (1911), p. 564.*
16. **Barbour, H. G.,** *Periodic respiration. Journ. Physiol., Vol. 47 (1914), p. 22.*
17. — *Two types of periodic respiration due to morphin. Journ. Pharm. a. exp. Ther., Vol. 5 (1914), p. 393.*
18. **Barkow, H. C. L.,** *Das Leben der Wale in seiner Beziehung zum Atmen und zum Blutlaufe. Breslau 1862.*
19. **Barry, D. T.,** *Afferent impressions from the respiratory mechanism. Journ. of Physiol., Vol. 45 (1912), p. 473.*
20. **Beddard, F. E.,** *Book of whales. London, J. Murray, 1900.*
21. **Bendele, R.,** *Der Druck im Cavum pleurae des Pferdes. Pflügers Arch., Bd. 139 (1911), p. 593.*
22. **Beneden, van,** *Une page de l'histoire d'une baleine. Bruxelles 1882.*
23. **Bergmann, C.,** *und* **Leuckart, R.,** *Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreiches. Vergl. Anat. u. Physiol., 1852.*
24. **Bernard, Cl.,** *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux. T. 2, p. 36.*
25. **Bernstein, J.,** *Weiteres über die Entstehung der Aspiration des Thorax nach der Geburt. Pflügers Arch., Bd. 34 (1884), p. 21.*
26. **Bert, P.,** *Sur une disposition remarquable de certaines fibres du diaphragme chez le Phoque. Journ. l'Instit., T. 30 (1862), p. 117.*
27. — *Leçons sur la physiologie comparée de la Respiration. Paris 1870.*
28. **Bethe, A.,** *Die Theorie der Zentrenfunktion. Ergeb. d. Physiol., Bd. 5 (1906), p. 272.*
29. **Beyer, H.,** *Atemreflexe auf Olfactoriusreize. Arch. Physiol., 1901, p. 261.*
30. **Billard, G.,** *et* **Cavalié, M.,** *Sur les fonctions des branches diaphragmiques des nerfs intercostaux. Compt. rend. Soc. Biol., T. 50 (1898), 306.*
31. — *Sur quelques effets consécutifs à la résection de deux nerfs phréniques chez les chiens. Ebenda, p. 329.*
32. — *Sur quelques troubles consécutifs à la résection de deux phréniques chez le jeune chien. Ebenda, T. 52 (1900), p. 745.*

33. **Boas, J. E. V.**, *Fehlen der Pleurahöhle beim indischen Elefant. Zool. Jahrb., Bd. 35 (1906), p. 485.*
34. **Boenninghaus, G.**, *Der Rachen von Phocaena communis. Eine biologische Studie. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 17 (1903), p. 1.*
35. **Bongers P.**, *Beobachtungen über die Atmung des Igels während des Winterschlafes. Arch. f. Physiol., 1884, p. 325.*
36. **Boothby, H. W. M.**, *and* **Berry, F. B.**, *Distension of the lungs, its effect on the respiration in man and in normal and vagotomized dogs. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 37 (1915), p. 433.*
37. **Borrutau, G.**, *Innervation der Atmung. Erg. d. Physiol., Bd. 1 (1902), p. 2.*
38. — *Das Atemzentrum und seine Tätigkeit. Ebenda, Bd. 3 (1904), 2, p. 89.*
39. — *Die Atembewegungen und ihre Innervation. Nagels Handb. d. Physiol., I.*
40. **Bouvier, E.**, *Les cétacés souffleurs. Lille 1889 (s. Racovitza).*
41. **Bowles, R. L.**, *Observations upon the mammalian pharynx, with espec. reference to the epiglottis. Journ. of Anat. a. Physiol., Vol. 23 (1889), p. 606.*
42. **Brehms** *Tierleben, Allgemeine Kunde des Tierreichs. 4. Aufl. Säugetiere, 1913, 1914.*
43. **Broom, R.**, *Note on the supposed valves of Ornithorhynchus. Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow N. S., Vol. 4, 1897. (Bibl.)*
44. **Brown-Séquard**, *Recherches sur les causes de mort après l'ablation de la partie de la moelle allongée qui a été nommée point vital. Journ. de Physiol., T. 1 (1858), p. 217.*
45. — *Recherches expérimentales sur la physiologie de la moelle allongée. Journ. de Physiol. T. 3 (1860), p. 152.*
46. **Bruce, W. S.**, *Cruise of the Balaena and the Active in the antarctis seas. 1892/93, I. The Balaena. The Geogr. Journ., Vol. 7 (1896), p. 502.*
47. **Campbell, T. M. H., Douglas, C. G., Haldane, T. S.**, *and* **Hobson, F. G.**, *The response of the respiratory centre to carbonic acid, oxygen and hydrogen ion concentration. Journ. of Physiol., Vol. 46 (1913), p. 301.*
48. — — **Hobson, F. G.**, *The sensitiveness of the respiratory centre to carbonic acid and the dead space during hyperpnoea. Journ. of Physiol., Vol. 48 (1915), p. 303.*
49. **Camus**, *Arrêt de la polypnée thermique par l'apomorphine. Action antagoniste de quelques alcaloïdes sur la polypnée thermique. Compt. rend. Soc. Biol., T. 74 (1913), p. 399, 553.*
50. — *Sur la régulation thermique. Mort par arrêt de la polypnée thermique. Ebenda, T. 75 (1913), p. 421.*
51. **Capparelli, A.**, *Recherches sur l'hyperthermie chez les animaux. Arch. ital. Biol., T. 28, p. 177.*
52. **Cavazzani, E.**, *Sulla regolazione del calore e sulla polipnea termica nei cani di recente nati. Arch. di fisiol., Vol. 8 (1910), p. 313.*
53. **Chapman, H. C.**, *Observation upon the Hippopotamus. Proc. Ac. Nat. Sc. Philad., 1881, Part II, p. 126 (Neap. Jahrb.).*
54. **Chió, M.**, *Sulla dissociazione dei movimenti respiratorî per opera del curare. Arch. Farm. Sc. aff., Vol. 12 (1911), Arch. ital. biol., Vol. 60 (1913).*
55. **Christiani**, *Ueber Atemnerven und Atemzentren. Arch. f. Physiol., 1880, p. 295.*
56. **Christiansen, J.**, *and* **Haldane, J. S.**, *The influence of distension of the lungs on human respiration. Journ. of Physiol., Vol. 48 (1914), p. 272.*
57. **Colin**, *Traité de physiologie comparée des animaux, Paris 1878.*
58. **Cushny, A. R.**, *and* **Ch. C. Lieb**, *On the pharmacology of the respiratory center. Journ. of Pharm. and exp. Ther., Vol. 7 (1916), p. 451.*
59. **Dahl, F.**, *Die Verbreitung der Tiere auf hoher See. Sitz.-ber. d. Akad. d. Wissensch., Berlin 1898.*
60. **Dastre, A.**, *et* **Pampoukis, S.**, *Influence du balancement sur les mouvements de la respiration et sur la position des viscères. Arch. de Physiol. norm. et Path., T. 7 (1888), p. 277.*
61. **Delsaux, E.**, *Sur la respiration des chauve-souris pendant leur sommeil hibernal. Arch. de Biol., T. 7 (1887), p. 207.*
62. **Dědek, B.**, *Zur Frage über die Entwicklung des Atemrhythmus bei den menschlichen Föten. Folia Neurobiol., Bd. 7 (1913), p. 539.*
63. **Dexler, H.**, *und* **Freund, L.**, *Zur Biologie und Morphologie von Halicore dugong. Arch. f. Naturgesch., Bd. 72, I (1906), p. 77.*
64. **Disselhorst, R.**, *Die Anatomie und Physiologie der großen Haussäugetiere etc., 2. Aufl., Berlin 1912.*
65. **Dittler, R.**, *Ueber die Innervation des Zwerchfells als Beispiel einer tonischen Innervation. Pflügers Arch., Bd. 130 (1909), p. 400.*

66. **Dittler, R.**, *Ueber die funktionelle Verknüpfung der Atemzentren und das Verhalten der Zwerchfellaktionsströme bei zentraler Kühlung. Ctbl. f. Physiol., Bd. 28 (1913), p. 1175.*
67. **Dixon, W. E.**, *and* **Brodie, T. G.**, *Contribution to the physiology of the lungs. The bronchial muscles, their innervation and the action of drugs upon them. Journ. of Physiol., Vol. 29 (1903), p. 97.*
68. — *and* **Ransom, F.**, *Bronchodilator nerves. Ebenda, Vol. 45 (1912/13), p. 413.*
69. **Doflein, F.**, *Das Tier als Glied des Naturganzen. Leipzig u. Berlin 1914.*
70. **Dose, F.**, *Ueber den Lungenvagus bei Katzen und Hunden. Pflügers Arch., Bd. 123 (1908), p. 605.*
71. **Douglas, G. C.**, *Die Regulation der Atmung beim Menschen. Ergeb. d. Physiol., Bd. 14 (1914), p. 339.*
72. — *and* **Haldane, J. S.**, *The regulation of normal breathing. Journ. of Physiol., Vol. 38 (1909), p. 420.*
73. **Doyon, M.**, *Fibres broncho-dilatatrices. Compt. rend. Soc. Biol., T. 77 (1914), p. 196.*
74. **Dreyer, G.**, **Ray, W.**, *and* **Wallner, E. W. A.**, *The relation between the body weight and the sectional area of the trachea in certains animals. Proceed. Physiol. Soc., Journ. of Physiol., Vol. 45 (1912), VII.*
75. **Dubois, R.**, *Étude sur le mecanisme de la thermogénèse et du sommeil chez les mammifères. Physiologie comparée de la marmotte, Paris 1896.*
76. — *A propos d'une note de critique expérimentale sur le mécanisme respiratoire chez les hivernants présentée à l'Ac. Sc. méd. et nat. de Ferrare par M. Patrizi. Compt. rend. Soc. Biol., T. 50 (1898), p. 179.*
77. — *Nouvelles recherches sur la respiration de la marmotte en état de torpeur hivernale. Compt. rend. Soc. Biol., T. 51 (1899), p. 624. — Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S., T. 45, 99 (1898). — Journ. de Physiol. 1899, p. 1020.*
78. **du Bois Reymond, R.**, *Mechanik der Atmung. Ergeb. d. Physiol., Bd. 1 (1902), T. 2, p. 377.*
79. — *und* **Katzenstein, J.**, *Ueber die Wirkung der Atemreize auf den Kehlkopf. Sond.-Abdr. a. d. Arch. f. Laryng., Bd. 14.*
80. **Ducceschi, V.**, *Atemzentrum und Schluckzentrum. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1906), p. 889.*
81. — *Sui rapporti fra centro respiratorio e centro della deglutinazione. Arch. di Fisiol., Vol. 3 (1906), p. 580.*
82. — *Della tonicità dei muscoli respiratori. Rend. d. R. Acc. dei Lincei, Vol. 15, II (1906), p. 519.*
83. — *Zone olfactive cérébrale et centres respiratoires bulbaires. Arch. ital. de Biol., T. 53 (1910), p. 183.*
84. **Ducci**, *Contributo allo studio dei movimenti attivi del feto. Firenze 1897.*
85. **Dýšek, V.**, *K řízení dýchacích pohybů v zimním spánku ssavců. (Zur Atemregulierung im Winterschlafe der Säugetiere.) Biologické Listy, Bd. 2 (1913), p. 283.*
86. **Edmonston, L.**, *Ueber die Fähigkeit, welche die Wassersäugetiere und Wasservögel besitzen, das Atemholen längere Zeit zu entbehren. Fror. Not. a. d. Geb. d. Nat. u. Heilkunde, 1827, N. 901.*
87. **Einthoven, W.**, *Ueber die Wirkung der Bronchialmuskeln nach einer neuen Methode untersucht etc. Pflügers Arch., Bd. 51 (1892), p. 367.*
88. **Eisenhardt, W.**, *Der Einfluß des Vagus auf die Apnoë. Ebenda, Bd. 146 (1912), p. 447.*
89. **Ellenberger, W.**, *Folgen der beiderseitigen Facialisdurchschneidung beim Pferde. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk., Bd. 7 (1881).*
90. — *u.* **A. Scheunert**, *Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere, Berlin 1910.*
91. **Engström, O.**, *Ueber die Ursache der ersten Atembewegung. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 2 (1890).*
92. **Eschricht**, *Forhandlinger ved de skand. Naturf. and. Möde in Kjöbenhavn, 1840, nach Müllers Arch., 1841, S. CCXXI.*
93. **Fano, G.**, *Sulla respirazione periodica e sulle cause del ritmo respiratorio. Lo Sperim, Vol. 51 (1883), p. 561.*
94. **Ferroni**, *Osservazioni e ricerche sui movimenti ritmici fetali intrauterini. Ann. di Ostet. e Ginec., Vol. 12 (1899), p. 897.*
95. **Fish, P. A.**, *The exchange of air in the Eustachian or guttural pouches of the horse. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 26 (1910), p. 229.*
96. **Foà, C.**, *L'azione dell'acido carbonico sui „centri respiratori spinali". Arch. di Fisiol., Vol. 6 (1909), p. 536.*

97. **Foà, C.,** *Sulle cause del ritmo respiratorio. R. Acc. d. Sc. Torino 1910/11, p. 335.*
98. — *Ricerche sul respiro periodico. Arch. di Fisiol., Vol. 9 (1911), p. 387.*
99. — *Nuove ricerche sull' apnea e sull' automatismo del centro respiratorio. Ebenda, p. 453.*
100. **Frank, W.,** *Ueber Atembewegungen bei gesunden Haustieren. Inaug.-Diss. Gießen, 1911, p. 39.*
101. **Fredericq, L.,** *Sur la circulation céphalique croisée ou échange de sang carotidien entre deux animaux. Arch. de Biol., T. 10 (1890), p. 127.*
102. — *L'augmentation de la tension de l'oxygène du sang peut-elle produire l'apnée? Arch. de Biol., T. 14 (1896), p. 119.*
103. — *Apnée. Dict. de physiol. (Richet), T. 1 (1895), p. 630.*
104. — *Sur la cause de l'apnée. Arch. de Biol., T. 17 (1900), p. 561.*
105. **Frugoni, C.,** *Ueber eine Respirationsänderung zentralen Ursprungs. Neurol. Ctbl., Bd. 27 (1908), p. 202.*
106. **Gad, J.,** *Die Regulation der normalen Atmung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1880, p. 1.*
107. — *Ueber Wärmedyspnoë. Sitzber. d. Würzb. wiss. Ges., 1881, p. 82.*
108. — *Ueber das Atemzentrum in der Medulla oblongata. Arch f. (Anat. u.) Physiol., 1893, p. 175.*
109. **Gallerani, G.,** *Funzione respiratoria del N. depressore di Cyon. Arch. di Fisiol., Vol. 12 (1913), p. 1.*
110. **Garland** *nach* **Gage, H. S.** *and* **S. P.,** *Aquatic respiration in soft-shelled turtles etc. in Amer. Natur., Vol. 20 (1886), p. 223 (nach Biol. Ctbl., Bd. 6, 1886, p. 213).*
111. **Garrelon, L.** *et* **Langlois, J. P.,** *Ventilation et échanges respiratoires pendant la polypnée. Compt. rend. Soc. Biol., T. 57, II (1905), p. 81.*
112. — *Polypnée thermique et pneumogastrique. Ebenda, p. 83.*
113. — *Polypnée thermique à type périodique. Ebenda, p. 166.*
114. — *Les gaz du sang dans la polypnée thermique. Ebenda, p. 704.*
115. — *Polypnée thermique avec ventilation insuffisante. Ebenda, 1906, T. 1, p. 37. — S. auch Journ. de Physiol. et Pathol. génér., T. 8 (1906), p. 236.*
116. — *Polypnée thermique et capacité respiratoire du sang. Compt. rend. Soc. Biol., T. 59, I (1907), p. 727. — S. auch Journ. de Physiol. et Pathol. génér., T. 9 (1907), p. 640, 948.*
117. — *Des variations du rhythme respiratoire dans la polypnée thermique sous l'influence des variations de pression artérielle. Ebenda, p. 1169.*
118. — *Des effets du refroidissement du sang irriguant le bulbe pendant la polypnée thermique. Ebenda, T. 59, II (1907), p. 198.*
119. **Gautrelet, S.,** *et* **Langlois,** *Influence de l'inanition sur la polypnée thermique. Ebenda, T. 56 (1904), p. 401.*
120. — — *et* **P. Poy,** *La polypnée thermique. Pneumogastrique. Adrénaline. Journ. de Physiol. et Pathol. génér., T. 15 (1913), p. 565.*
121. — *et* **Thomas, L.,** *La respiration après l'ablation des surrénales. La polypnée est-elle possible? Compt. rend. Soc. Biol., T. 61, I (1909), p. 1042.*
122. **Geby,** *Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen, Leipzig 1880.*
123. **Gegenbaur, C.,** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere etc. Bd. 2, Leipzig 1901, p. 86.*
124. **Githens, T. S.,** *and* **Meltzer, S. J.,** *Apnea as an after-effect of pulmonary distension and its dependence upon the vagus nerves. Proc. Soc. Exp. Biol., Vol. 12, p. 64. S. Ref. im Ctbl. f. Physiol., 1915, p. 170.*
125. **Gmelin,** *Die Atmung in Ellenberger-Scheunert, Lehrbuch der vergleichenden Physiologie der Haussäugetiere. Berlin 1910, p. 128.*
126. **Godin, P.,** *Rhythme thoracique et rhythme abdominale volontaires au cours de la croissance. Compt. rend. Ac. Sc., T. 157 (1914), p. 388.*
127. **Goldstein, L.,** *Ueber Wärmedyspnoë. Arbeit a. d. physiol. Labor. der Würzburger Hochschule, Bd. 1 (1872), p. 77.*
128. **Golla, F. L.,** *and* **Symes, W. L.,** *A new method of artificial respiration for small animals. Journ. of Physiol., Vol. 46 (1914), Procceed 37.*
129. — *The innervation of the tracheal muscle. Ebenda, p. 38.*
130. **Graham, J. Campbell,** *Ein neues spezifisches regulatorisches Nervensystem des Atemzentrums. Pflügers Arch., Bd. 25 (1881), p. 379.*
131. **Gratiolet,** *Recherches sur l'anatomie de l'Hippopotame, Paris 1867. — Compt. rend. Ac. Sc., T. 51 (1886), p. 524.*
132. **Gross, E.,** *Ueber die Wirkung von Strophantin und Digitoxin auf die Atmung des Kaninchens. Ztschr. f. d. ges. exp. Med., Bd. 4 (1915), p. 210.*
133. **Grossmann, M.,** *Ueber die Atembewegungen des Kehlkopfes. I. Sitzber. d. Wien. Akad. d. Wiss., Bd. 98, 3. Abt. (1889).*

134. **Gruhl, K.**, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Cetaceennase. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 47 (1911), p. 367.*
135. **Gudernatsch, J. F.**, *Manatus latirostris. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. etc., Bd. 27 (1908), p. 225.*
136. **Haldane, J. S.**, *and* **Poulton, E. P.**, *The effects of want of oxygen on respiration. Journ. of Physiol., Vol. 37 (1908), p. 390.*
137. — — *and* **Priestley, J. G.**, *The regulation of the lung-ventilation. Journ. of Physiol., Vol. 32 (1905), p. 226.*
138. **Hasse, C.**, *Ueber die Atmung, den Bau der Lungen und die Form des Brustkorbes bei dem Menschen und den Säugetieren. Arch. f. Anat. (u. Physiol.), 1893, p. 293.*
139. **Hasselbalch, K. A.**, *Neutralitätsreaktion und Reizbarkeit des Atemzentrums und ihre Wirkungen auf die Kohlensäurespannung des Blutes. Bioch. Ztschr., Bd. 46 (1912), p. 403.*
140. **Heitzenroeder, C.**, *Ueber das Verhalten des Hundes gegen einige Riechstoffe. Ztschr. f. Biol., Bd. 62 (1913), p. 491.*
141. **Hellin, D.**, *Schultheorie der Lungenrespiration und Tatsachen. Experimentelle und kritische Beiträge zur Lehre von der Lungenrespiration. Pflügers Arch., Bd. 144 (1912), p. 436.*
142. **Henderson, Y.**, *Acapnia and shock. 4. Fatal apnoea after excessive respiration. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 25 (1910), p. 310. 5. Failure of respiration after intense pain. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 25 (1910), p. 385.*
143. **Henking, H.**, *Ueber das Blasen der Wale. Zool. Anz., Bd. 26 (1901), p. 103.*
144. **Hentschel, E.**, *Die Meeressäugetiere, Leipzig 1914.*
145. **Hepke, H.**, *Die normale Atemfrequenz unserer Haustiere. Inaug.-Diss. Gießen, 1911, p. 62.*
146. **Herlitzka, A.**, *Versuche am künstlich durchbluteten zentralen Nervensystem beim Hunde. Pflügers Arch., Bd. 138 (1911), p. 185.*
147. — *Sulla conservazione della funzione del systema nervoso centrale irrorato da soluzioni saline nei mammiferi di specie ibernanti. Giorn. R. Acc. med. Torino, Vol. 74 (1912).*
148. **Hesse, R.**, *Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig u. Berlin 1910.*
149. **Higgins, H. L.**, *and* **Means, J. H.**, *The effect of certain drugs on the respiration and gaseous metabolism in normal human subjects. Journ. of Pharm. and exp. Ther., Vol. 7 (1916), p. 1.*
150. **Hill, L.**, *and* **Flack, M.**, *The effect of excess of carbon dioxyde and of want of oxygen upon the respiration and circulation. Journ. of Physiol., Vol. 37 (1908), p. 77.*
151. **Hilzheimer, M.**, *und* **Haempel, O.**, *Handbuch der Biologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1913.*
152. **Hofbauer, L.**, *Mund- und Nasenatmung in ihrem Einflusse auf die Thoraxbewegungen. Pflügers Arch., Bd. 147 (1912), p. 271.*
153. **Hougardy**, *Apnée par injection intraveneuse de soude chez le chien et la lapin. Arch. Internat. de Physiol., T. 1 (1904), p. 17.*
154. **Hoven, H.**, *Enregistrement des mouvements respiratoires des narines chez le lapin. Arch. Internat. de Physiol., T. 6 (1908), p. 360.*
155. **Howes, G. B.**, *Rabbit with an intranarial epiglottis, with a suggestion concerning the phylogeny of the mammalian respiratory apparatus. Journ. of Anat. and Physiol. norm. et pathol., Vol. 23 (1889), p. 263.*
156. — *Additional observations upon the intranarial epiglottis. Ebenda, p. 587.*
157. **Ingals, E. Fletcher**, *Respiratory movements of the bronchial tubes. Bost. Med. Surg. Journ., Vol. 153 (1905), p. 700. (Ref. Bibliogr. Physiol.)*
158. **Jackson, D. E.**, *The action of certain drugs on the bronchioles. Journ. of Pharm. and exp. Ther., Vol. 5 (1914), p. 479.*
159. **Jäger**, *Ueber das Vorkommen eines Knochens im Herzen eines Hirsches und insb. eines Knochens im Zwerchfell des Dromedars und des Vicunna. Meck. Deutsch. Arch. Physiol., Bd. 5 (1819), p. 113.*
160. **Jammes, L.**, *et* **Durand, S.**, *Nouvelles observations sur l'appareil respiratoire de l'éléphant. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, T. 42 (1909), p. 169 (Bibl.).*
161. **Jappelli, G.**, *La sincronizzazione dei movimenti respiratorî con eccitamenti ritmici di nervi centripeti. Arch. di Fisiol., Vol. 3 (1906), p. 215.*
162. **Jenni, E.**, *Ueber Bestimmungen der alveolaren Kohlensäurespannung mit Henderson-Russel's Modifikation der Haldaneschen Methode und deren Anwendung zur Prüfung der Erregbarkeitszustände des Atemzentrums. Biochem. Ztschr., Bd. 87 (1916), p. 331.*
163. **Jolyet, F.**, *Sur quelques conditions de l'adaptation des mammifères cétacés à la vie constante aquatique. Compt. rend. Soc. Biol., T. 54 (1902), p. 293.*

164. **Joiyet, F.**, *Recherches sur la respiration des cétacés. Arch de Physiol., T. 24 (1893), p. 610.*
165. **Kahn, R. H.**, *Ueber die Erwärmung des Karotidenblutes. Arch. f. Physiol., 1904, p. 80.*
166. — *Bemerkung zu der Mitteilung von V. Ducceschi: Atemzentrum und Schluckzentrum. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19, 1906. (Sonderabdr.)*
167. — *Zur Physiologie der Trachea. Arch. f. Physiol., 1907, p. 398.*
168. **Knoll, P.**, *Zur Lehre von der Wirkung der Abkühlung des Warmblüterorganismus. Arch. exp. Path. u. Pharm., Bd. 36 (1885), p. 305.*
169. **Koeninck, A.**, *Versuche und Beobachtungen an Fledermäusen. Arch. f. Physiol., 1899, p. 389.*
170. **Kohl, F.**, *Z biologie krysy pižmové. Prag 1913. — Die Bisamratte in Böhmen. Ein Beitrag zu deren neuer geographischer Verbreitung und Oekologie. Oesterr. Fisch.-Zeitung, Bd. 10, 1913.*
171. **Koraen, G.**, *und* **Möller, B.**, *Ueber die Inspirationsmuskeln beim Kaninchen und bei der Katze. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 10 (1900), p. 425.*
172. **Kostin, S.**, *Zur Frage nach dem Zwerchfelltonus. Ctbl. f. Physiol., Bd. 17 (1903), p. 617.*
173. **Kreidl, A.**, *Experimentelle Untersuchungen über das Wurzelgebiet des N. glossopharyngeus, vagus und accessorius beim Affen. Sitzb. Wien. Akad., Bd. 98 (1889), p. 3.*
174a. **Krogh, A.**, *and* **Lindhard, J.**, *The volum of the dead space in breathing. Journ. of Physiol., Vol. 47 (1913), p. 30.*
174b. — — *The regulation of respiration and circulation during the initial stages of muscular work. Ebenda, p. 112.*
175. **Kure, K., Hiramatsu, T.**, *und* **Naito, H.**, *Zwerchfelltonus und Nervi splanchnici. (Vorl. Mitt.) Ctbl. f. Physiol., Bd. 28 (1914), p. 130.*
176. **Kükenthal, W.**, *Ueber Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geogr. u. Biol., Bd. 5 (1891), 374.*
177. — *Vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschr. med.-nat. Ges. Jena, Bd. 3, 1893.*
178. — *Die Wale der Arktis. Fauna arctica, Römer u. Schaudinn, Bd. 1, 1900.*
179. — *Untersuchungen an Walen. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. 45 (1909), p. 545.*
180. **Langendorff, O.**, *Studien über die Innervation der Atembewegungen. Arch. f. Phys., 1880, p. 518.*
181. — *Zur Kenntnis des Atemzentrums. Ebenda, 1893, p. 407.*
182. — *Physiologie des Rückenmarkes und des Kopfmarkes. Nagels Handb. d. Physiol., Bd. 4 (1905), p. 341.*
183. **Langlois, J. P.**, *Etude sur la polypnée thermique. Journ. de physiol., 1906, p. 236. — 1907, p. 640, 948.*
184. — *et* **Garrelon, L.**, *Centre polypnéique et cocaïne. Compt. rend. Soc. Biol., T. 60, II (1908), p. 715.*
185. **Laqueur, E.**, *et* **Verzár, F.**, *Ueber die spezifische Wirkung der Kohlensäure auf das Atemzentrum. Pflüg. Arch., Bd. 143 (1912), p. 395.*
186. **Leche, W.**, *in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 6. Abt. 5, Bd. 1 (1874—1900), p. 1132.*
187. **Leclard**, *Untersuchungen, welche zu beweisen scheinen, daß der Foetus das Schafwasser atmet. Bull. Fac. Méd. Paris, 1813, N. 6, nach Meckels Deutsch. Arch. f. Physiol., Bd. 1, p. 154.*
188. **Leimdörfer, A.**, *Ueber die Gasspannung in der Lunge, bei der zwingend ein neuer Atemzug ausgelöst wird. Bioch. Zeitschr., Bd. 22 (1909), p. 45.*
189. **Leuckart, F. S.**, *Zwerchfellknochen beim Dromedar. Meckels Deutsch. Arch. f. Physiol. Bd. 6 (1820), p. 136, Bd. 8 (1823), p. 441.*
190. **Leroy, A.**, *Apnée et dyspnée dans la circulation céphalique croisée. Arch. internat. physiol., Bd. 13 (1913), p. 322.*
191. **Lewandowsky, M.**, *Die Regulierung der Atmung. Arch. f. Physiol., 1896, p. 489.*
192. **Lillie, B. G.**, *On the anatomy and biology of the larger Cetacea. Proc. Zool. Soc. London, 1910 III, p. 769.*
193. **Lindhagen, E.**, *Ueber den Einfluß der Nervi vagi auf die Atembewegungen bei Kaninchen. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 4 (1893), p. 297.*
194. **Lindhard, J.**, *On the excitation of the respiratory centre. Journ. of Physiol., Vol. 42 (1911), p. 337.*
195. **Livon Ch.**, *Cobaye. Dict. de physiol. (Richet), T. 3 (1898), p. 863.*
196. **Loeb, J.**, *Ueber den segmentalen Charakter des Atemzentrums in der Medulla oblongata der Warmblüter. Pflügers Arch., Bd. 96 (1903), p. 536.*
197. **Loevenhart, A. S.**, *Die Beziehungen des Atemzentrums zu Oxydationsprozessen. Pflügers Arch., Bd. 150 (1913), p. 379.*

198. **Loewy, A.**, *Kurze Mitteilung zur Kenntnis des Einflusses der oberen Bahnen auf die Atmung. Arch. f. Physiol., 1893, p. 185.*
199. — *Ueber das Atemzentrum in der Medulla oblongata und die Bedingungen seiner Tätigkeit. Ebenda, 1887, p. 472.*
200. **Luciani, L.**, *Physiologie des Menschen. Jena, G. Fischer, 1905, Bd. 1.*
201. **Lütken, Chr.**, *Was die Grönländer von der Geburt der Wale wissen wollen. Zool. Jahrb., Bd. 3 (1888), p. 802.*
202. **Macdonald, J. S.**, *and* **Reid, E. W.**, *Electromotive changes in the phrenic nerve. A method of investigating the activity of the respiratory centre. Journ. of Physiol., Vol. 23 (1898/99), p. 100.*
203. **Maguini, M.**, *e* **Bartolomei, A.**, *Effetti dell' applicazione locale di stricnine e di fenolo sulla faccia dorsale del bulbo del cane. Arch. di Fisiol., Vol. 8 (1910), p. 157.*
204. **Magnus, R.**, *Pharmakologie der Atemmechanik. Ergeb. d. Physiol., Bd. 1, Teil 2 (1902), p. 409.*
205. **Marckwald, M.**, *Die Atembewegungen und ihre Innervation beim Kaninchen. Ztschr. f. Biol., Bd. 23 (1887), p. 220.*
206. **Mareš, F.**, *O zimním spánku ssavců. (Le sommeil hibernal des animaux mammifères.) Sborník lékařský, Bd. 2 (1888), p. 458.*
207. — *Ueber Dyspnoë und Asphyxie. Pflügers Arch., Bd. 91 (1902), p. 529.*
208. **Marshall, W.**, *Ueber Waltiere. Zool. Garten, Bd. 37 (1896).*
209. **Martin, H. Newell** *and* **Brooker, W. D.**, *The influence of stimulation of the mid-brain upon the respiratory rhythm of the mammal. Journ. of Physiol., Vol. 1 (1878/79), p. 370.*
210. **Masoin, P.**, *und* **du Bois Reymond, R.**, *Zur Lehre von der Funktion der Musculi intercostales interni. Arch. f. Physiol., 1896, p. 85.*
211. **Mavrakis, C.**, *und* **Dontas, S.**, *Ueber ein Atemzentrum in der Großhirnrinde des Hundes und den Verlauf der von demselben entspringenden zentrifugalen Fasern. Ebenda, 1905, p. 473.*
212. **Meltzer, S. J.**, *und* **Auer, J.**, *Kontinuierliche Respiration ohne respiratorische Bewegungen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 23 (1909), p. 210.*
213. — *Intratracheale Insufflation im physiologischen Laboratorium. Ebenda, Bd. 26 (1912), p. 161.*
214. **Mertschinsky, P. V.**, *Beitrag zur Wärmedyspnoë. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 16 (1881).*
215. **Merzbacher, L.**, *Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Ergeb. d. Physiol., Bd. 3 (1904), Teil 2, p. 240.*
216. — *Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems der Fledermaus etc. Pflügers Arch., Bd. 96 (1903), p. 572.*
217. **Meyer, A. L.**, *Hyperpnoea as a result of pain and ether in man. Journ. of Physiol., Vol. 48 (1914), p. 47.*
218. **Miescher-Rüsch, F.**, *Bemerkungen zur Lehre von den Atembewegungen. Arch. f. Physiol., 1885, p. 355.*
219. **Milne Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. 2 (1857).*
220. **Milroy, T. H.**, *The apnoeic pause. Quart Journ. of exp. Physiol., Vol. 6 (1913), p. 373.*
221. **Mink, P. J.**, *Das Spiel der Nasenflügel. Pflügers Arch., Bd. 120 (1907), p. 210.*
222. — *Die Glottis. Pflügers Arch., Bd. 123 (1908), p. 131.*
223. — *Der Weg des Inspirationsstromes durch den Pharynx, im Zusammenhang mit der Funktion der Tonsillen. Arch. f. Lar. u. Rhinol., Bd. 30 (1916), p. 228.*
224. **Morat, J. P.**, *Respiration in Morat-Doyon, Traité de Physiol., T. 4 (1900), Paris.*
225. **Mosso, A.**, *Ueber die gegenseitige Beziehung der Bauch- und Brustatmung. Arch. f. Physiol., 1878, p. 441.*
226. — *e* **Marro, E.**, *La respirazione dei cani e la polipnea termica sulla vetta del Monte Rosa. Giorn. rend. Ac. Torino, Vol. 10 (1904), p. 1. (Ref. Ctbl. f. Physiol.)*
227. **Möllgaard, H.**, *Studien über das respiratorische Nervensystem bei den Wirbeltieren. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 26 (1912), p. 315.*
228. **Murie, J.**, *Further observations on the Manatee. Trans. Zool. Soc. London, Vol. 11 (1885), p 19.*
229. **Müller, O.**, *Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Respirationsorgane der Säugetiere durch die Anpassung an das Leben im Wasser erlitten haben. Jenaische Ztschr. für Naturw., Bd. 32, N. F. 25 (1898), p. 95.*
230. **Narath**, *Vergleichende Anatomie des Bronchialbaumes. Ergänzungsh. zum Anat. Anz., 1892.*
231. **Nice, L. B.**, **Rock, J. L.**, *and* **Courtright, R. O.**, *The influence of adrenaline on respiration. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 34 (1914), p. 326.*

232. **Nikolaides, R.**, *Zur Lehre von der zentralen Ateminnervation. Arch. f. Physiol., 1905, p. 465.*
233. — *Ueber die Innervation der Atembewegungen. Ebenda, 1907, p. 68.*
234. — *Ueber die Erregbarkeit des Wärmezentrums. Ctbl. f. Physiol., Bd. 25 (1911), p. 192.*
235. — *und* **Dontas, S.**, *Wärmezentrum und Wärmepolypnoë. Arch. f. Physiol., 1911, p. 249.*
236. — — *Versuch, welcher zeigt, daß nach Abkühlung des Gehirns an der Gegend der Corpora striata die hervorgerufene Polypnoë verschwindet. IX. internat. Kongreß f. Physiol., 1913, Groningen.*
237. **Ott, J.**, *Temperature and polypnoea. Univ. Med. Mag. Philadelphia, Vol. 6 (1894), p. 417.*
238. **Ozorio, A., de Almeido,** *et* **Ozorio, M.**, *Véritable cause du coma produit par la respiration artificielle et prolongée. Journ. de Physiol. et Pathol. gén., T. 15 (1914), p. 493.*
239. — **M.**, *Sur le rôle des pneumogastriques dans la production de l'apnée. Folia Neurobiol., T. 9 (1916), p. 749.*
240. **Pagenstecher, H. A.**, *Allgemeine Zoologie, Bd. 2, Berlin 1880.*
241. **Patrizi, M. L.**, *Contributo allo studio dei movimenti respiratorî negli ibernanti. Nota critico-sperimentale. Ac. Sc. Med. Nat. Ferrara 1897.*
242. **Pembrey, M. S.**, *Animal heat. Schäfers Textb. of Physiol., Vol. 1 (1898), p. 794.*
243. — *Observations upon the respiration and temperature of the marmot. Journ. of Physiol., Vol. 27 (1901/02), p. 66.*
244. — *Further observations upon the respiratory exchange and temperature of hibernating mammals. Ebenda, Vol. 29 (1903), p. 195.*
245. — *and* **Pitts, A. G.**, *The relation between the internal temperature and the respiratory movements of hibernating animals. Ebenda, Vol. 24 (1899), p. 305.*
246. — *and* **White, W. H.**, *The regulation of temperature in hibernating animals. Ebenda, Vol. 19 (1895/96), p. 477.*
247. **Pick, F. K.**, *Zur feineren Anatomie der Lunge von Halicore dugong. Arch. f. Naturgesch., Bd. 73 (1907), p. 245.*
248. **Porges, O.**, *Ueber die Beziehung der Kohlensäurespannung des Blutes zur Lungenventilation. Biochem. Ztschr., Bd. 54 (1913), p. 182.*
249. **Porter, W. T.**, *Ueber spinale Atembahnen. Arch. f. Physiol., 1894, p. 547.*
250. **Portier, P.**, *Observations faites au Spitzberg sur un jeune Phoque conservé en captivité. Compt. rend. Soc. Biol., T. 59 (1907), p. 608.*
251. **Prevost** *et* **Saloz, J.**, *Contribution à l'étude des muscles bronchiaux. Arch. Internat. de Physiol., T. 8 (1909), p. 327.*
252. **Preyer, W.**, *Spezielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1885.*
253. **Quagliariello, G.**, *Influenza delle iniezioni endovenose di acido cloridrico sulla respirazione. Arch. di Fisiol., Vol. 9 (1911), p. 477.*
254. **Racovitza, E. G.**, *Résultats du voyage Belgica en 1897, p. 9. Rapport Scientif. Zool. Cétacés. Anvers 1903.*
255. **Rameaux, J. F.**, *Rapport sur un mémoire intitulé Des lois suivant lesquels les dimensions du corps dans certaines classes d'animaux déterminent la capacité et les mouvements fonctionnels des poumons et du coeur. Journ. de Physiol, 1858, p. 628.*
256. **Rawitz, B.**, *Ueber Megaptera boops Fab., nebst Bemerkungen zur Biologie der norwegischen Mystacoceten. Arch. f. Naturgesch., Bd. 65, Heft 1, p. 71.*
257. — *Die Anatomie des Kehlkopfs und der Nase von Phocaena communis. Cuv. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 17 (1900), p. 245.*
258. **Reichert, E. T**, *Respiration in Howells Textb. of Physiol., I, 1900.*
259. **Reifferscheid**, *Ueber intrauterine im Rhythmus der Atmung erfolgende Muskelbewegungen des Fötus. (Intrauterine Atmung.) Pflügers Arch., Bd. 140 (1911).*
260. **Richet, Ch.**, *Régulation de la chaleur par la respiration. Compt. R. Soc. Biol., 1884, p. 548. — Compt. rend. Acad. Sc., T. 99 (1884), p. 279.*
261. — *Des conditions de la polypnée thermique. Ebenda, T. 105 (1887), p. 313.*
262. — *Une nouvelle fonction du bulbe rachidien. Arch. de Physiol., 1887, p. 600.*
263. — *De quelques conditions qui modifient le rhythme respiratoire. Compt. rend. Soc. Biol., 1887, p. 25.*
264. — *Nouvelle fonction du bulbe rachidien. Régulation de la température par la respiration. Arch. de Physiol., 1888, p. 193, 292.*
265. — *Chaleur. Dict. de Physiol., T. 3 (1898), p. 175.*
266. **Riegel**, *Zur Wärmeregulation. Virch. Arch., Bd. 61 (1874), p. 396.*
267. **Rijnberk, G., van**, *Einige physiologische Beobachtungen und Versuche an zwei Proechinidae. Bijdrag. Dierk., Bd. 19 (1914), p. 187. (Ref. Ctbl. f. Zool., 1914.)*

268. **Rosenthal, J.**, *Physiologie der Atembewegungen und der Innervation derselben in Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 4, Abt. 2 (1882), Leipzig.*
269. **Rothe, K.**, *Ueber das sog. Wasserspritzen der Waltiere. Der Naturhist., Bd. 5, 1883 (Bibl.).*
270. **Römer, T.**, *Anpassung der Wale an das Leben im Wasser. Ber. d. Senckenb. Ges. Frankfurt a. M. 1904 (Bibl.).*
271. **Runge**, *Die Ursache der Lungenatmung der Neugeborenen. Arch. f. Gynäk., Bd. 46 (1894), p. 512.*
272. **Sachs, E.**, *On the relation of the optic thalami to respiration, circulation, temperature etc. Journ. of exp. Morph., Vol. 14 (1911), p. 409.*
273. **Sahlstedt, A. V.**, *Beitrag zur Kenntnis des Geruchsmechanismus bei den makrosmatischen Säugetieren. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 28 (1912) p. 1.*
274. **Saloz, J.**, *Contribution à l'étude des muscles bronchiques. Compt. rend. Soc. Biol., T. 77 (1914). (Thèse Genève.)*
275. **Sandmann. G.**, *Ueber Atemreflexe von der Nasenschleimhaut. Arch. f. Physiol., 1887, p. 483.*
276. **Schenck, F.**, *Die Innervation der Atmung. Ergeb. d. Physiol., Bd. 7 (1908), p. 65.*
277. **Schenck, R.**, *Die normale Atemfrequenz von Raubtieren. Inaug.-Diss. Gießen 1911, p. 47.*
278. **Schiefferdecker, P.**, *Untersuchungen über den feineren Bau und die Kernverhältnisse des Zwerchfells in Beziehung zu seiner Funktion, sowie über das Bindegewebe der Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 139 (1911), p. 337.*
279. **Schulgin, S.**, *Ueber die Selbststeuerung der Atmung durch die Nervi vagi. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 10 (1910), p. 367.*
280. **Schwartz**, *Die vorzeitigen Atembewegungen, Leipzig 1858.*
281. **Schwarz, G.**, *Schluckbewegungen im Zustande der Dyspnoë. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1906), p. 990.*
282. **Scigliano, S.**, *Influenza della temperatura sul ritmo respiratorio. Arch. di Fisiol., Vol. 9 (1911), p. 297.*
283. **Scott, F. H.**, *On the relative parts played by nervous and chemical factors in the regulation of respiration. Journ. of Physiol., Vol. 37 (1908), p. 301.*
284. **Shimer, H. W.**, *Adaptation to aquatic, arboreal, fossorial and cursorial habits in Mammals. 1. Aquatic adaptation. Amer. Natur., Vol. 37 (1903). (Bibl.)*
285. **Signorelli, E.**, *Influenza dell' acido lactico sulla funzione del centro respiratorio. Lo Sperimentale, Vol. 64 (1911), p. 506.*
286. **Sihle, M.**, *Ueber Zwerchfellähmung nach Ammoniakinhalation. Ctbl. f. Physiol., Bd. 17 (1903), p. 238.*
287. — *Experimentelle Studien über den Alveolardruck der Lungen und über den Druck im Pleuraraum. Arch. f. Physiol., 1905, Suppl.-Bd., p. 1.*
288. **Sihler, Ch.**, *On the so-called heat-dyspnoea. Journ. of Physiol., Vol. 2 (1879/80), p. 191.*
289. **Sjöblom, J. Ch.**, *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß einiger zentripetalen Nerven auf die Atmung. Skand. Arch. f. Physiol., 1914.*
290. **Spencer**, *The effect produced upon respiration by faradic excitation of the cerebrum. Phil. Transact., Vol. 182 (1894), p. 21.*
291. **Spoon, W. H.**, *Aquatic respiration of the muskrat. Amer. Natur., 1888.*
292. **Starling, E. H.**, *The muscular and nervous mechanism of the respiratory movements. Schäfers Textb. of Physiol., Vol. 2 (1900), p. 274.*
293. **Steiner, J.**, *Das gegenseitige Verhältnis der Centren des verlängerten Marks. Biol. Ctbl., 1887, p. 678.*
294. **Stewart, G. N.**, *Some observations on the behaviour of the automatic respiratory and cardiac mechanisms after complete and partial isolation from extrinsic nerve inpulses. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 20 (1907), p. 407.*
295. **Siigler, R.**, *Physiologischer Einfluß des Wasserdruckes auf Kreislauf und Atmung beim Baden und Tauchen. Ref. in Ctbl. f. Physiol., 1914, Ergänz.-Bd., p. 302.*
296. **Stoevesandt, K.**, *Ueber die Adhäsionskraft der Pleurablätter und der intrapleurale Druck. Arch. f. exp. Path., Bd. 65 (1911), p. 253.*
297. **Straub, H., Beckmann, K., Erdt, H,. Mettenleiter, M.**, *Alveolargasanalysen. (Im Schlafe, bei psychischen und pharmak. Einflüssen usw.) Deutsch. Arch. f. klin. Med., Bd. 117 (1915), p. 397.*
298. **Sussdorf**, *Die Atmung. Ellenbergers vergleich. Physiol. d. Haussäugetiere, Bd. 1, 1890, Berlin.*
299. **Tereg, V.**, *Das Gehör, Ebenda, Bd. 2 (1892), p. 929.*
300. **Tigerstedt, R.**, *Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol., Bd. 3, II (1910), p. 67, 70, 87.*

301. **Titone, F., Porcelli,** *Ueber die Funktion der Bronchialmuskeln. Pflügers Arch. Bd. 155 (1913), p. 77.*
302. **Todd, W.,** *Note on the respiratory system of the Elefant. Anat. Anz. Bd. 44 (1913), p. 175.*
303. **Trendelenburg, P.,** *Versuche an der isolierten Bronchialmuskulatur. Ctbl. f. Physiol., Bd. 26 (1912), p. 1.*
304. — *Untersuchungen über reizlose vorübergehende Ausschaltung des Zentralnervensystems. 1. Vorläufiger Bericht. Pflügers Arch., Bd. 133 (1910), p. 305. — 2. Zur Lehre von den bulbären und spinalen Atem- und Gefäßzentren. Ebenda, Bd. 135 (1910), 469.*
305. **Valentin,** *Beiträge zur Kenntnis des Winterschlafs der Murmeltiere. 9. Herzschlag und Atembewegungen. Moleschotts Unters., 1860. — 16. Atmungskurven, 1870, p. 590.*
306. **Varaldi, L.,** *Sur les rapports entre les allures normales du cheval et les mouvements respiratoires. Arch. ital. de biol., T. 19 (1893), p. 261.*
307. **Veit, F.,** *Der Einfluß der Apnoë auf die Erregbarkeit der Nervenzentren. Sitzb. u. Abh. d. naturf. Ges. zu Rostock, N. F., Bd. 3 (1911), p. 16.*
308. **Weber,** *Ueber physiologische Atembewegungen des Kindes im Uterus. Inaug.-Diss. Marburg, 1888.*
309. — **E.,** *Neue Untersuchungen über experimentelles Asthma und die Innervation der Bronchialmuskeln. Arch. f. Physiol., 1914, p. 63.*
310. — **M.,** *Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. Jena 1886. (Bibl.)*
311. **Wertheimer,** *Recherches expérimentales sur les centres respiratoires de la moelle épinière. Journ. de l'anat et de la physiol., 1886, p. 458.*
312. — *Sur les modification de la respiration produites par les injections intravasculaires de soude chez les animaux à moelle cervicale sectionnée .Compt. rend. Soc. Biol., T. 2 (1905), p. 668.*
313. — *De l'influence des injections intravasculaires de soude sur l'activité des centres respiratoires de la moelle. Arch. internat. de physiol., T. 4 (1907), p. 383.*
314. **Weyland, H.,** *Beiträge zur normalen Atemfrequenz von kleinen wilden Tieren. Inaug.-Diss. Gießen, 1912, p. 30.*
315. **Wiedersheim, R.,** *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 5. Aufl., Jena 1902.*
316. **Wieland, H.,** *Pharmakologische Untersuchungen am Atemzentrum. Arch. Pharm. und f. exp. Path., Bd. 79 (1916), p. 95. (Bibl.)*
317. **Winkler, F.,** *Untersuchungen über Beziehung des Abdominaldrucks zur Respiration. Pflügers Arch., Bd. 98 (1903), p. 163.*
318. **Winterstein. H.,** *Die Wirkung apnoisierender künstlicher Atmung auf die Erregbarkeit der Nervenzentren. Ctbl. f. Physiol., Bd. 24 (1910).*
319. — *Das Ueberleben von Säugetieren bei künstlicher Durchspülung. Wiener med. Wochenschr., 1910. — Sitzber. u. Abh. der naturf. Ges. zu Rostock, N. F. Bd. 3 (1911).*
320. — *Die automatische Tätigkeit der Atemzentren. Pflügers Arch., Bd. 138 (1911), p. 159.*
321. — *Die Regulierung der Atmung durch das Blut. Ebenda, p. 167.*
322. — *Neue Untersuchungen über die physikalisch-chemische Regulierung der Atmung. Biochem. Ztschr., Bd. 70 (1915), p. 483.*
323. **Wolff, H.,** *Untersuchungen am Atemzentrum über Synergismus und Antagonismus von Giften. Arch. f. exp. Path. u. Pharm., Bd. 74 (1913), p. 298.*
324. **Wyss, H., von,** *Ueber den negativen Druck im Thorax. Deutsches Arch. f. klin. Med., Bd. 109 (1913), p. 595.*
325. **Yamada, M.,** *Methodische Untersuchungen über das Haldane-Hendersonsche Verfahren der Bestimmung der alveolaren CO_2-Spannung und über den Einfluß von Sauerstoff auf die Erregbarkeit des Atemzentrums. Biochem. Ztschr., Bd. 89 (1916), p. 27.*
326. **Zietzschmann, O.,** *Die Stimme der Tiere in Ellenberger-Scheunert. p. 157. p. 157.*
327. **Zuntz, N.,** *Ztschr. f. Veterinärkunde, Bd. 7 (1896), p. 293.*
328. — *und* **Hagemann,** *Untersuchungen über den Stoffwechsel der Pferde, 1898, p. 364.*
329. — *und* **Lehmann,** *Untersuchungen über den Stoffwechsel. Landw. Jahrb., Bd. 18 (1889), p. 126.*
330. **Zwaardemaker, H.,** *Die Schluckatembewegung des Menschen. Arch. f. Physiol., 1904, p. 57.*

Sachregister.

In diesem Register sind vornehmlich die wissenschaftlichen Tiernamen verwendet.

Die vergleichenden Gesichtspunkte finden in ihm besondere Beachtung: so unter den Schlagworten Atmungszentrum, Gasaustausch, Hämatine usw. Unter den tierischen Begriffen stehen die vergleichenden Gesichtspunkte meistens nicht unter den Speziesnamen, sondern unter den Namen der großen Tiergruppen wie Cölenteraten, Insekten usw.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.